



INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA-INPA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

VARIAÇÃO MORFOLÓGICA E COMPORTAMENTO  
REPRODUTIVO EM *PAGAMEA CORIACEA SENSU  
LATO*, UMA RUBIACEAE ENDÊMICA DE  
CAMPINARANA

SAMANTHA DE MIRANDA ESTEVES

Manaus, AM

Outubro 2011

SAMANTHA DE MIRANDA ESTEVES

Varição morfológica e comportamento reprodutivo em  
*Pagamea coriacea sensu lato*, uma Rubiaceae endêmica  
de campinarana

ORIENTADOR: DR. ALBERTO VICENTINI

Dissertação apresentada ao Instituto Nacional  
de Pesquisas da Amazônia como parte dos  
requisitos para a obtenção do título de Mestre  
em Biologia (Ecologia).

Manaus, AM

Outubro 2011

### **Banca examinadora do trabalho escrito**

Dr. Erich Fischer (UFMS)

Aprovado com correções

Dr. Paul Fine (Univ. de Califórnia, EUA)

Aprovado

Dra. Samantha Köhler (UNIFESP)

Aprovado com correções

### **Banca examinadora da defesa oral pública**

Dra. Camila Ribas (INPA)

Dr. Gonçalo Ferraz (INPA)

Dr. Michael Hopkins (INPA)

Aprovado por maioria

E79 Esteves, Samantha de Miranda  
Variação morfológica e comportamento reprodutivo em *Pagamea coriacea* s. l., uma  
Rubiaceae endêmica de campinaranas / Samantha de Miranda Esteves. ---  
Manaus : [s.n.], 2011.  
viii, 39 f. : il. color.

Dissertação(mestrado) -- INPA, Manaus, 2011  
Orientador : Alberto Vicentini  
Área de concentração : Ecologia

1. Ecologia de populações . 2. Morfometria. 3. Sistema reprodutivo.  
4. Delimitação de espécies. I. Título.

CDD 19. ed. 583.52045

**Sinopse:** Estudamos a variação de forma, comportamento reprodutivo e habitat dentro do complexo *Pagamea coriacea* e propomos a delimitação de duas espécies que representam grupos morfológicos discretos com comportamento reprodutivo distinto e que diferem quanto ao ambiente ocupado, ocorrendo em simpatria nas campinaranas de Presidente Figueiredo.

**Palavras-chave:** Ecologia de populações – Morfometria - Sistema reprodutivo - Delimitação de espécie.

## AGRADECIMENTOS

Agradeço em primeiro lugar ao meu orientador Alberto Vicentini, sem o qual este trabalho não existiria. À família Schwade que gentilmente me acolheu na sua casa em Presidente Figueiredo, tornando minha estadia em campo mais aconchegante e familiar. Ao Evilson, o Capitão-do-mato que aceitou a aventura de coletar centenas de plantas numa maratona de um mês de trabalho. Ao seu Francisco, pelas prosas, companhia e hospitalidade. Ao INPA, que superou minhas expectativas com relação ao ensino e capacitação, principalmente ao PPG em Ecologia pela minha formação como ecólogo-bicho-do-mato e ao PPG em Botânica pela adoção. Aos colegas da turma de ecologia de 2009 pelos grandes momentos vividos e toda experiência compartilhada. Ao CNPq pela bolsa de estudo que me deu o privilégio de prosseguir com minha formação acadêmica de modo digno. Aos doutores que auxiliaram no meu processo de avaliação, Antônio Webber, Camila Ribas, Silvana Vieira, Erich Fisher, Paul Fine, Samantha Köhler, Mike Hopkins e Gonçalo Ferraz, que lapidaram este trabalho. Um agradecimento especial, oriundo das profundezas da alma para todos os amigos que me acompanharam a campo, os quais se dispuseram por vezes a acampar no mato, viajar de bicicleta, de carona, de moto e mototaxi, carregar equipamentos pesados e tronchos por quilômetros à pé, comer miojo na beira do rio e fizeram das extensivas visitas mensais uma diversidade de aventuras e momentos inesquecíveis: Talita, Inka, André, Pauline, Lili, Jerê, Danette, Diegão, Pierre (meu irmão), minha mãe, Edie, Vinicius, Marcelo, Flávio, Nallarett, Gabriel, Claudinha, Gláucia, Ygo, Cabide, Pancho, Marina, Johnson, Capitão, Mike, Henrique, Alexandra, Nory, Nilza e Joe. Sou-lhes eternamente grata. À vila jamaicana do Chavez, em especial aos seus moradores, mas também aos agregados, quadrúpedes ou bípedes, de passagem ou permanente, que fizeram desses anos em Manaus uma experiência psicodélica, extremamente divertida, espontânea, imprevisível e por vezes dramática embora no geral altamente instrutiva. Agradeço em especial à Gabi, Laís e Lucas, companheiros incansáveis no final da jornada, um apoio que foi fundamental para finalizar este trabalho. Um agradecimento especial ao Pare e Leve pelo gentil apoio. Finalmente agradeço à minha família: meu pai, José Renê, que sempre apoiou minhas iniciativas e acreditou mim. Minha mãe, Maria Izabel, que me protege com seu amor e me orienta com sua sabedoria e intuição. Ao meu irmão Pierre pelo espírito aventureiro inspirador e à minha maninha Ingrid, que é a expressão máxima do amor fraterno. A todos e cada um dedico minha sincera gratidão.

## RESUMO

Poucos trabalhos procuram entender as delimitações entre *taxa* por estudo de variação populacional intra-específica ou entre espécies proximamente relacionadas. O objetivo deste trabalho foi testar se existem entidades discretas no complexo *Pagamea coriacea sensu lato*, através de evidências morfológicas, ecológicas e comportamentais, em populações de três áreas de campinarana em Presidente Figueiredo-AM. Foram amostrados 147 indivíduos para dados morfológicos, fenológicos e ambientais. A análises de agrupamento para caracteres conjuntos de flores, inflorescências e folhas, acrescido de uma análise de categorização das imagens de tronco, reconhece dois grupos morfológicos (grupos A e B). As flores apresentam morfologia dimórfica, quando pistiladas possuem estames estéreis e quando estaminadas possuem pistilos reduzidos. Todas as plantas pistiladas produziram frutos, enquanto 36% das plantas estaminadas do grupo B e 5% das estaminadas do grupo A frutificaram, sempre em baixa quantidade. Contudo, encontramos um indivíduo do grupo B com flores claramente hermafroditas e homostílicas. Houve sobreposição das fases de floração e frutificação entre os dois grupos, mas o padrão de maturação de flores foi diferente: para o B foi lenta e gradual enquanto o A apresentou picos de explosão de flores. Quanto ao hábitat, o grupo B encontra-se associado a locais com solo raso sobre laje de pedra e o grupo A predomina em solos mais profundos. A existência de dois grupos morfológicos discretos com diferenças ecológicas e comportamental no complexo *P. coriacea s.l.*, em simpatria, indica que correspondem a duas espécies distintas.

## ABSTRACT

Morphological variation and reproductive behavior in *Pagamea coriacea* s. l. a Rubiaceae endemic to the Amazon white-sand forest.

Few studies have investigated the differences between closely related taxa by comparing intraspecific and interspecific variation in the population. The aim of this study was to test if there are two discrete entities within the species-complex *Pagamea coriacea* using morphological and ecological evidence in a local context in Presidente Figueredo, Central Amazon, Brazil. A total of 147 individuals of *P. coriacea* s.l. were sampled for morphological, ecological and phenological data in three nearby sites. Morphometric analyses of flowers, inflorescences and leaves separated individuals in two distinct and non-overlapping clusters. Flowers of both were dimorphic: pistillate flowers with long pistil and sterile stamens and staminate flowers with well-developed stamens and reduced pistils. All pistillate plants produced fruits, on the other hand, 36% of the “staminate” plants for morphotype B and only 5% of morphotype A also produced fruits, although in lower quantities than pistillate plants. However, we found one individual with hermaphrodite homostylous flowers. There was overlap in flowering and fruiting between both, but the pattern of floral maturation differed: in morphotype B flowers matured continuously, while in morphotype A flowers matured more or less at once. In relation to habitat variation, morphotype B appeared associated with shallow soils overlaying a sandstone bedrock, while morphotype A was prevalent in deeper soils. All the morphological and ecological differences found for two groups in *P. coriacea* complex that coexist in sympatry indicate that they correspond to distinct species.

## SUMÁRIO

Lista de figuras.....	7
Apresentação.....	8
Objetivos.....	8
Artigo.....	9
<i>Introdução</i> .....	12
<i>Material e Métodos</i> .....	15
Área de estudo.....	16
Coleta e análises dos dados.....	17
Delineamento amostral.....	18
Coleta de material botânico.....	18
Variáveis morfométricas.....	18
Comportamento reprodutivo.....	20
Variáveis para hábitat.....	20
<i>Resultados</i> .....	21
<i>Discussão</i> .....	31
Conclusões.....	38
Referências Bibliográficas.....	35

## Lista de figuras

Figura 1. Imagem Landsat 2009 das áreas de estudo. Área I – Rio URUBU; Área II – Rio URUBUÍ; e Área III, Parque das ORQUÍDEAS. Mapa político do Brasil, Estado do Amazonas, Município de Presidente Figueiredo e a cidade de Manaus marcada com um ponto.

Figura 2. (a) Análise de agrupamento das variáveis morfológicas e categorização das imagens de tronco em “fissurado” ou “escamoso”. (b) Gráfico de ordenação de uma análise de componentes principais (PCA) dos descritores elípticos normalizados de Fourier - NEFDs que descrevem a variação de forma da lâmina foliar. (c) Análise canônica discriminante para as variáveis morfológicas de flores e inflorescências, por grupo.

Figura 3. Fotos comparativas para os grupos A e B: flores, tronco e cortes do tronco, inflorescências, folhas, cortes longitudinais das flores e frutos.

Figura 4. Gráficos de comportamento reprodutivo. (a) Gráfico de fenologia para os dois grupos. (b) Número em porcentagem de observações de botões jovens, botões maduros, flores e cálices sem flor em inflorescências secas do grupo A e B. (c) Gráfico de dispersão com a diferença entre a altura dos estames e altura do estigma para cada grupo.

Figura 5. Gráfico de pontos representando as diferenças entre os grupos A e B com relação a quatro variáveis que descrevem o ambiente. (a) Profundidade da laje de pedra em metros. (b) Índice de sombra. (c) Espessura da liteira. (d) Espessura do tapete de raízes. (e)

Figura 6. Predição da distribuição geográfica dos grupos morfológicos reconhecidos localmente para coletas do complexo *Pagamea coriacea* de diferentes campinaranas amazônicas.

## Apresentação

Esta dissertação foi elaborada como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Biologia (Ecologia) pelo Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA. A dissertação é composta por um capítulo na forma de artigo científico, conforme normas da Acta Amazônica.

Este estudo aborda a variação de forma, comportamento reprodutivo e hábitat em *Pagamea coriacea* Spruce ex. Benth. *sensu lato* (Rubiaceae) na região de Presidente Figueiredo, Amazonas. Amostras férteis de árvores e arbustos foram coletadas para estudo de morfometria de flores, inflorescências e folhas. A análise de agrupamento feita a partir de variáveis morfométricas conjunta de flores, folhas e inflorescências reconheceu dois grupos morfológicos discretos, chamados de grupo A e B. O comportamento reprodutivo foi comparado entre ambos a partir de observações fenológicas e quanto ao padrão de maturação de flores e foram coletados dados ambientais para testar se havia diferenças de hábitat.

O manuscrito foi estruturado da seguinte forma: (1) introdução, abordando uma revisão sobre complexos de espécies e delimitação de espécies, comportamento reprodutivo em plantas e partição de nicho; (2) métodos; (3) apresentação dos resultados, incluindo gráficos e tabelas no corpo do texto; (4) discussão acerca da variação encontrada nas formas, no comportamento reprodutivo e no hábitat; (5) referências bibliográficas citadas ao longo do trabalho; (6) Conclusão.

## Objetivo

**Objetivo Geral:** Testar a hipótese de que existem duas espécies distintas no complexo *Pagamea coriacea* Spruce ex Benth. *sensu lato* (Rubiaceae) através de múltiplas evidências.

### **Objetivos Específicos:**

1) Caracterizar e comparar variações morfológicas do complexo *Pagamea coriacea s.l.* em uma única localidade, visando testar a existência de grupos morfológicos discretos e simpátricos.

2) Comparar o comportamento reprodutivo a partir de estudos de fenologia e caracterização do sistema reprodutivo.

3) Caracterizar a preferência por hábitat, visando testar se existem diferenças quanto às condições ecológicas.

---

Esteves, S.M., e Vicentini, A. Variação morfológica  
e comportamento reprodutivo em *Pagamea coriacea*  
*s.l.*, uma Rubiaceae endêmica de campinarana.  
Manuscrito formatado para a *Acta Amazônica*.

1 **Varição morfológica e comportamento reprodutivo em *Pagamea coriacea* s.l., uma**  
2 **Rubiaceae endêmica de campinarana.**

3

4 Samantha de Miranda ESTEVES<sup>1,\*</sup> e Alberto VICENTINI<sup>1</sup>

5 <sup>1</sup> Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. Avenida Efigênio Sales, 2239. Bairro  
6 Adrianópolis. Caixa Postal 478. Manaus / AM, Brasil.

7 \* Autora para correspondência: [xuleta@gmail.com](mailto:xuleta@gmail.com)

8

9 **Resumo:** Poucos trabalhos procuram entender as delimitações entre *taxa* por estudo de  
10 variação populacional intra-específica ou entre espécies proximamente relacionadas. O  
11 objetivo deste trabalho foi testar se existem entidades discretas no complexo *Pagamea*  
12 *coriacea sensu lato*, através de evidências morfológicas, ecológicas e comportamentais,  
13 em populações de três áreas de campinarana em Presidente Figueiredo-AM. Foram  
14 amostrados 147 indivíduos para dados morfológicos, fenológicos e ambientais. A  
15 análises de agrupamento para caracteres conjuntos de flores, inflorescências e folhas,  
16 acrescido de uma análise de categorização das imagens de tronco, reconhece dois  
17 grupos morfológicos (grupos A e B). As flores apresentam morfologia dimórfica,  
18 quando pistiladas possuem estames estéreis e quando estaminadas possuem pistilos  
19 reduzidos. Todas as plantas pistiladas produziram frutos, enquanto 36% das plantas  
20 estaminadas do grupo B e 5% das estaminadas do grupo A frutificaram, sempre em  
21 baixa quantidade. Contudo, encontramos um indivíduo do grupo B com flores  
22 claramente hermafroditas e homostílicas. Houve sobreposição das fases de floração e  
23 frutificação entre os dois grupos, mas o padrão de maturação de flores foi diferente:  
24 para o B foi lenta e gradual enquanto o A apresentou picos de explosão de flores.  
25 Quanto ao hábitat, o grupo B encontra-se associado a locais com solo raso sobre laje de  
26 pedra e o grupo A predomina em solos mais profundos. A existência de dois grupos  
27 morfológicos discretos com diferenças ecológicas e comportamental no complexo *P.*  
28 *coriacea* s.l., em simpatria, indica que correspondem a duas espécies distintas.

29 **Palavras-chave:** Ecologia de populações - Morfometria - Sistema reprodutivo -  
30 Delimitação de espécie.

31

32

33

1  
2 **Morphological variation and reproductive behaviour in *Pagamea coriacea* s.l.**  
3 **(Rubiaceae) an endemic tree of the campinarana (white-sand forests).**

4  
5 **Abstract:** Few studies have investigated the differences between closely related taxa by  
6 comparing intraspecific and interspecific variation in the population. The aim of this  
7 study was to test if there are two discrete entities within the species-complex *Pagamea*  
8 *coriacea* using morphological and ecological evidence in a local context in Presidente  
9 Figueredo, Central Amazon, Brazil. A total of 147 individuals of *P. coriacea* s.l. were  
10 sampled for morphological, ecological and phenological data in three nearby sites.  
11 Morphometric analyses of flowers, inflorescences and leaves separated individuals in  
12 two distinct and non-overlapping clusters. Flowers of both were dimorphic: pistillate  
13 flowers with long pistil and sterile stamens and staminate flowers with well-developed  
14 stamens and reduced pistils. All pistillate plants produced fruits, on the other hand, 36%  
15 of the “staminate” plants for morphotype B and only 5% of morphotype A also  
16 produced fruits, although in lower quantities than pistillate plants. However, we found  
17 one individual with hermaphrodite homostylous flowers. There was overlap in  
18 flowering and fruiting between both, but the pattern of floral maturation differed: in  
19 morphotype B flowers matured continuously, while in morphotype A flowers matured  
20 more or less at once. In relation to habitat variation, morphotype B appeared associated  
21 with shallow soils overlaying a sandstone bedrock, while morphotype A was prevalent  
22 in deeper soils. All the morphological and ecological differences found for two groups  
23 in *P. coriacea* complex that coexist in sympatry indicate that they correspond to distinct  
24 species.

25 **Key-words:** Population ecology – Morphometric – Breeding system – Species  
26 delimitation.

27

28

29

30

# 1 INTRODUÇÃO

2 Apesar de ser um termo básico em biologia, o conceito de espécie gerou um longo  
3 debate na literatura científica e foram publicadas cerca de 22 definições que buscam  
4 uma proposta consensual (Mayr 1992; Mayden 1997; Bachmann 1998; de Queiroz  
5 2007). Uma das dificuldades é o estabelecimento de limite dentro de “complexo de  
6 espécies”, que por vezes levantam problemas de difícil resolução, resultado dos  
7 diferentes mecanismos envolvidos no processo de especiação (de Queiroz 2007),  
8 tornando a decisão do taxonomista nada trivial. O primeiro simpósio sobre delimitação  
9 de espécie aconteceu em 2006 (Wien 2007) onde houve concordância de que espécie  
10 representa um segmento a nível populacional de uma linhagem evolutiva (de Queiroz  
11 1998 e 2007, Wiens 2007). Somente então a delimitação de espécies emerge como um  
12 importante tópico da sistemática moderna na última década (Brower 1999; Sites e  
13 Marshall 2003; Valcárcel e Vargas 2010 ).

14 Na prática, espécies de plantas são reconhecidas principalmente com base em dados  
15 morfológicos, sem discussão de conceitos (McDade 1995) e raramente com  
16 detalhamento dos critérios operacionais do conceito adotado (e.g. Sites e Marshall  
17 2004, Valcárcel e Vargas 2010). A diferenciação entre linhagens é um processo  
18 histórico temporal, enquanto os padrões que observamos representam cortes temporais  
19 nesse processo (de Queiroz 2007; Valcárcel e Vargas 2010). Tal olhar pode se dar em  
20 um momento onde as diferenças morfológicas ainda não são claras ou mesmo quando o  
21 isolamento reprodutivo não é absoluto, tornando confuso o reconhecimento de  
22 linhagens. Portanto, delimitar complexos de espécie por critérios puramente  
23 morfológico, a partir de poucas amostras, como geralmente é feito, pode ser enganoso.  
24 Principalmente em região tropical de alta diversidade e baixo conhecimento como a  
25 Amazônia (Hopkins 2007) a utilização de múltiplas evidências são necessárias não só  
26 para delimitar mas para entender os processos pelos quais as espécies se formam (Sites  
27 e Marshall 2003). Variação morfológica entre populações alopátricas, ou plantas que se  
28 reproduzem apenas vegetativamente ou por autofecundação são outros exemplos de  
29 situações que dificultam a aplicação de um único critério no reconhecimento de  
30 espécies. Essa situação pode ser estendida para linhagens entre as quais há hibridização  
31 ativa (de Queiroz 2003; Valcárcel e Vargas 2010).

1 A classificação de organismos com base em morfologia, além da praticidade, faz  
2 sentido biológico, visto que diferenças genéticas entre populações reprodutivamente  
3 isoladas em geral refletem diferenças fenotípicas (Wien 2007). Entretanto, pode haver  
4 grande variação morfológica dentro de populações, principalmente para organismos  
5 sésseis como as plantas. Essa variação pode representar plasticidade fenotípica, onde a  
6 forma ou arquitetura da planta muda em resposta às variações ambientais (Schlichting  
7 1986), ou refletir variação intraespecífica devido à variabilidade genotípica entre  
8 indivíduos intercruzantes da mesma população (Schoen e Brown 1991). Nesses casos,  
9 estudos morfométricos populacionais e dados ecológicos podem trazer evidências  
10 empíricas que definem se as formas observadas estão dentro de um contínuo de  
11 variação, correlacionado ou não com o ambiente, ou se representam grupos  
12 morfológicos categóricos, indicando linhagens independentes (Valcárcel e Vargas  
13 2010). Mas se a divergência entre linhagens é recente, pode existir um contínuo entre as  
14 formas até que divergências morfológicas discretas sejam estabelecidas (Valcárcel e  
15 Vargas 2010) ou mesmo representar um caso de espécies crípticas (Bickford *et al.*  
16 2007).

17 Diante das dificuldades biológicas que a delimitação de espécies representa, ao  
18 hipotetizar a existência de uma espécie de difícil reconhecimento deve-se empregar  
19 diferentes tipos de dados e abordagens analíticas (Morando *et al.* 2003; Sites e Marshall  
20 2004; Dayrat 2005; Wiens e Graham 2005; Marshall *et al.* 2006; Knowles e Carstens  
21 2007; Sei e Porter 2007; Shaffer e Thomson 2007; Strasburg e Rieseberg 2008; Leach´e  
22 *et al.* 2009; Ross *et al.* 2010, Schlick-Steiner *et al.* 2010). A maioria desses esforços  
23 tentam propor metodologias para estabelecer os limites entre linhagens com ferramentas  
24 moleculares (Templeton 2001; Morando *et al.* 2003; Pons *et al.* 2006; Knowles e  
25 Carstens 2007 e Shaffer e Thomson 2007 ), principalmente no intuito de acelerar e  
26 facilitar o reconhecimento de espécies, como o DNA *barcoding* (Hebert *et al.* 2003,  
27 2004). Apesar de todo entusiasmo com as técnicas moleculares, os resultados são  
28 controversos (Will *et al.* 2005; Brower 2006; Hickerson *et al.* 2006) e muitas vezes as  
29 evidências são insuficientes, reforçando a importância de estudos a nível populacional  
30 (Shaffer e Thomson 2007; Knowles e Carstens 2007). Raramente busca-se informações  
31 sobre história natural, comportamento sexual ou características ecológicas *in situ*, o que  
32 além de servir como evidências potenciais para o estabelecimento de limites, podem  
33 ajudar na compreensão de processos evolutivos (Marshall *et al.* 2006; Reeves e  
34 Richards 2010).

1 Nas campinaranas amazônicas, ecossistema insular (Prance 1996) de vegetação sobre  
2 solo oligotrófico (Veloso *et al.* 1991) encontra-se um complexo de espécies bastante  
3 interessante para estudos de variação intra e inter-específica: *Pagamea coriacea* Spruce  
4 ex Benth. *s.l.* (Rubiaceae). O seu reconhecimento como um complexo de espécie foi  
5 definido por um estudo que combinou filogenia com morfologia e geografia (Vicentini  
6 2007). No Alto Rio Negro, Vicentini (2007) sugere que pode incluir até três espécies no  
7 complexo, segundo a evidência de coexistência de populações morfológica e  
8 ecologicamente distintas nessa região (Vicentini 2007). Mas a delimitação das espécies  
9 no complexo permanecem incertas quando se consideram toda a distribuição geográfica  
10 do grupo. O complexo é monofilético segundo marcadores moleculares de núcleo e de  
11 cloroplasto e sua origem estimada ocorreu há aproximadamente 6 milhões de anos  
12 (Vicentini 2007), o que aumenta a probabilidade de diversificação dentro do clado. O  
13 complexo *P.coriacea* apresenta ainda uma interessante variação no sistema reprodutivo.  
14 Com base principalmente em dados de herbário, foi observada variação morfológica das  
15 flores que indica a existência de três sistemas reprodutivos dentro do complexo: dioícia,  
16 heterostilia e homostilia (Vicentini 2007). O complexo está inserido em um clado dióico  
17 (Vicentini 2007), portanto a existência de flores de morfologia heterostílicas e  
18 homostílicas-hermafroditas sugere que esses sistemas são derivados de uma condição  
19 ancestral dióica.

20 Coletas e observações de campo em populações no município de Presidente Figueiredo  
21 (AM), revelaram a existência de variação na morfologia das folhas (de arredondadas a  
22 lanceoladas), tronco (casca grossa e rígido com sulcos profundos ou casca fina e  
23 escamosa com sulcos suaves) e inflorescências. Quanto às inflorescências, algumas  
24 plantas apresentam um eixo lateral longo e bem desenvolvido onde as flores estão bem  
25 individualizadas (morfo *laxa*), enquanto outras apresentam eixo lateral reduzido, nesse  
26 caso com flores congestionadas, principalmente concentradas no eixo central (morfo  
27 *congesta*) (Vicentini 2007). O estudos de populações simpátricas e morfológicamente  
28 distintas é importante para inferir isolamento reprodutivo, visto que as condições para  
29 troca gênica existem e a manutenção das diferenças devem indicar independência entre  
30 linhagens (Mayr 1992).

31 O objetivo deste trabalho foi estudar a variação morfológica no complexo *Pagamea*  
32 *coriacea* a partir de populações simpátricas e buscar evidências que esclareçam se tal  
33 variação é interespecífica ou intraespecífica. Usamos morfometria para testar a  
34 existência de grupos morfológico categóricos ou um único grupo com variação

1 contínua. Observamos o comportamento reprodutivo a partir de estudos de fenologia e  
2 caracterização do sistema reprodutivo para verificar se há evidências de isolamento  
3 reprodutivo. Por último caracterizamos a preferência de hábitat, visando testar se  
4 existem diferenças quanto às condições ecológicas.

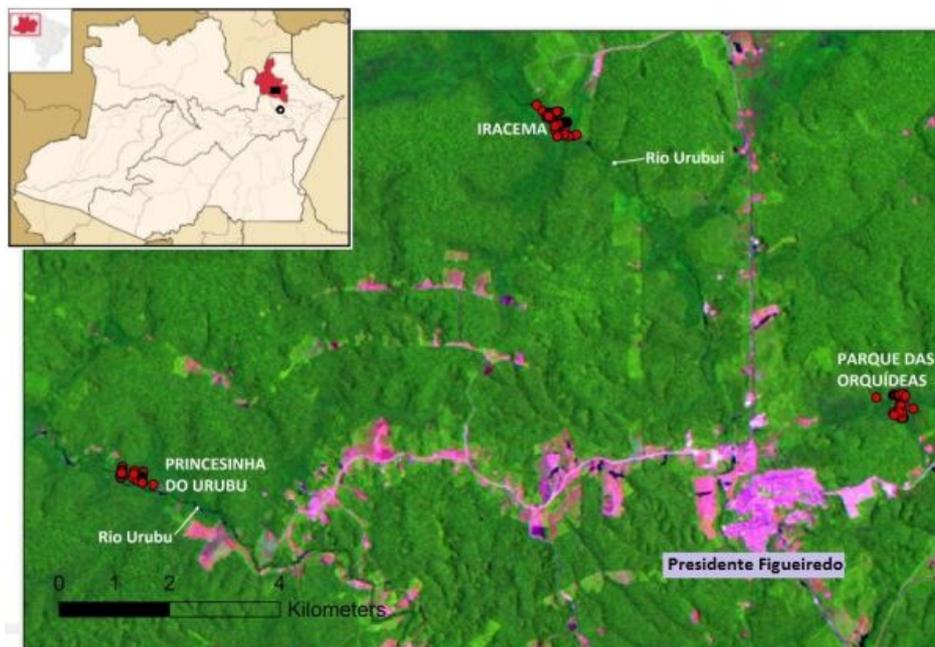
5

## 6 MATERIAL E MÉTODOS

7 **Campinarana** - Tipo de vegetação Amazônica de fisionomia variada, que está  
8 associada a solo de areia branca e tem por característica ser extremamente oligotrófico  
9 (Anderson 1981, Veloso *et al.* 1991). Sua distribuição está relacionada às terras baixas,  
10 sofrendo forte influência do regime de oscilação dos cursos d'água. Este pode ser desde  
11 um rio de grande dimensão com regime bimodal de cheia e vazante, até redes de  
12 igarapés com um regime de inundação e seca mais dinâmico, que responde  
13 principalmente à variação na quantidade de chuva. Trata-se, portanto de uma vegetação  
14 adaptada não somente à escassez de nutrientes, como também ao estresse hídrico. As  
15 diferentes fisionomias de campinarana estão relacionadas a esses fatores (Veloso *et al.*  
16 1991, Schaefer *et al.* 2008) proporcionando diferentes micro-hábitats. O que faz deste  
17 sistema ainda mais interessante é sua distribuição insular na paisagem (Prance 1996),  
18 uma vez que as áreas de depósito de areia estão geralmente isoladas por floresta de terra  
19 firme, a qual está associada a solo argiloso e não sofre regime de inundação.

20 **Área de estudo** - A cidade de Presidente Figueiredo, AM (S 02°03'03,7'' W  
21 60°07'07,4''), dista 120 km de Manaus e é um lugar onde há diversas áreas com floresta  
22 de campinarana. A região é marcada por um degrau geológico, responsável pelas  
23 inúmeras cachoeiras que ocorrem na região, onde aflora uma rocha arenítica de origem  
24 no Paleozoico e representa o limite norte dos sedimentos argilosos da formação Alter do  
25 Chão de origem no Terciário (Fundação IBGE 1977). O afloramento de arenito é  
26 abundante na região, assim como solos rasos sobre lajes de pedra, aumentando a  
27 complexidade e heterogeneidade da vegetação nas ilhas de areia branca. Em muitos  
28 locais esses solos também apresentam-se hidromórficos, com água superficial durante  
29 quase todo o ano. Escolhemos três áreas do município para o estudo: (I) área na margem  
30 do rio Urubu (S 02°03'03,7'' W 60°07'21,9'') próximo à cachoeira Princesinha do  
31 Urubu, em propriedades privadas de baixa ou nenhuma atividade; (II) área localizada na  
32 margem do rio Urubuí, dentro do complexo turístico Iracema Falls (S 01°98'74,9'' W  
33 060°05'99,3''); e (III), área próxima ao Igarapé dos Veados (S 02°03'18,11'' W  
34 60°01'25,7''), afluente do Urubuí, no Parque Municipal Cachoeira das Orquídeas.

1 Existem diferenças marcantes entre as três áreas com relação à presença de  
 2 afloramentos rochosos areníticos. Nas margens dos rios Urubu e Urubuí há uma extensa  
 3 laje de pedra no subsolo, as quais foram detectadas amplamente a longo das trilhas  
 4 amostradas. Por outro lado, na área III não foi detectada laje de pedra no subsolo,  
 5 apenas poucos pontos com afloramento de pedras arredondas cuja detecção era pontual  
 6 e não extensa. As três áreas estão isoladas entre si por floresta de terra-firme e distam  
 7 em pelo menos 10 km, com possível conexões por manchas de campinarana ao longo  
 8 dos rios. O clima da região é chuvoso, úmido e quente, com chuvas abundantes no  
 9 período entre dezembro a maio. temperatura é relativamente uniforme ao longo do ano,  
 10 variando de 20 a 38 °C, e a umidade relativa do ar é alta (~ 97%) e uniforme durante o  
 11 ano (Nava *et al.* 1998).



12

13 Figura 1. Imagem Landsat 2009 das áreas de estudo. Os círculos vermelhos correspondem aos indivíduos  
 14 coletados nas três populações estudadas: Área I – Rio URUBU; Área II – Rio URUBUÍ; e Área III,  
 15 Parque das ORQUÍDEAS. Mapa político do Brasil, Estado do Amazonas, Município de Presidente  
 16 Figueiredo e a cidade de Manaus marcada com um ponto.

17 ***Delineamento amostral*** - Em cada área foram amostrados três trilhas de 200m  
 18 perpendiculares aos rios, ao longo das quais foram plaqueados todos os indivíduos  
 19 adultos de *P. coriacea s.l.* que detectamos por busca visual, a uma distância de  
 20 aproximadamente 10 m para cada lado da trilha. Também foram plaqueados alguns  
 21 indivíduos detectados fora dos transectos, os quais foram considerados para as análises.  
 22 Foram plaqueados um total de 308 indivíduos, sendo 128 na área I, 104 na II e 76 na  
 23 III.

1 **Coleta de material botânico** - As coletas foram feitas durante 2010, começaram no mês  
2 de outubro com o início da floração e foram concluídas no mês de dezembro quando  
3 havia poucos indivíduos com flores. No total foram obtidas amostras férteis para 147  
4 árvores, seguindo o seguinte padrão: duas amostras férteis para material testemunho, 10  
5 inflorescências maduras de ramos distintos, 10 folhas totalmente expandidas e intactas  
6 de ramos distintos e flores em via úmida (álcool 70% glicerinado). As inflorescências  
7 de *Pagamea* são produzidas em dois pares opostos cruzados nos nós mais jovens do  
8 ápice dos ramos, um basal e outro apical, sendo o par basal em geral mais ramificado e  
9 com maior número de flores. Padronizamos a coleta de variáveis morfológicas a partir  
10 de inflorescências basais.

11 **Variáveis morfométricas** - Para o estudo da forma da lâmina foliar, foram digitalizadas  
12 aproximadamente quatro folhas por indivíduo para 110 amostras de indivíduos  
13 diferentes. A partir das imagens, extraímos os coeficientes de Fourier que descrevem o  
14 contorno da lâmina de cada folha, utilizando o programa Shape (Iwata 2002). O  
15 programa apresenta quatro passos básicos: primeiro extrai o contorno da folha  
16 registrando-o como um código em cadeia (*chain-code*; Freeman 1974 apud Iwata 2002),  
17 que representa um sistema de códigos que descreve informações geométricas sobre  
18 contorno. O segundo passo calcula os descritores elípticos de Fourier normalizados, que  
19 é a primeira elipse harmônica que corresponde com a primeira aproximação de Fourier  
20 ao contorno informado. Em seguida é feita uma análise dos componentes principais  
21 (PCA) dos descritores de Fourier, baseada numa matriz de variância-covariância dos  
22 coeficientes. O último programa visualiza a variação de forma responsável por cada  
23 componente principal, utilizando o procedimento proposto por Furuta *et al.* (1995).  
24 Então o contorno das formas pode ser reconstruído a partir dos coeficientes por  
25 transformação de Fourier inversa, gerando graficamente as formas que correspondem  
26 aos valores mínimos, médios, desvio padrão e máximos dos eixos da PCA, o que  
27 permite visualizar o que significa a variação morfológica para cada componente  
28 principal.

29 As variáveis morfométricas de folhas, flores e inflorescências usadas na análise de  
30 agrupamento estão relacionadas na tabela 1. Para flores, foram sorteadas amostras de 65  
31 indivíduos e dissecadas cinco flores por indivíduo, para as quais mediu-se com  
32 paquímetro digital o comprimento do cálice, da pétala, do estigma e da antera. Para  
33 estames e estigma foi registrada a altura em relação à base da flor. Para as  
34 inflorescências, foram amostrados 71 indivíduos, incluindo os 65 para os quais há dados

1 de flores. Foram escaneadas em média quatro inflorescências por indivíduo e medido o  
 2 comprimento total, o comprimento do pedúnculo e o comprimento do primeiro ramo  
 3 lateral com o programa ImageJ (Rasband 2007). Foi calculado um descritor para a  
 4 forma da inflorescência, “forma I” que divide o comprimento do pedúnculo pelo  
 5 comprimento total, descrevendo quanto do comprimento total corresponde a pedúnculo.  
 6 A partir das imagens de folhas, foi medido o comprimento total, a largura e o  
 7 comprimento do pedúnculo para cada folha, totalizando 125 indivíduos, incluindo  
 8 aqueles para os quais há medidas de flores e inflorescências. Para identificar grupos  
 9 morfológicos, foi usada análise de agrupamento a partir de matrizes de dissimilaridade  
 10 calculadas por distância de Gower, das médias das variáveis de flores, inflorescências e  
 11 folhas para cada indivíduo. As imagens de casca de tronco de 38 indivíduos foram  
 12 classificadas independentemente por três pessoas, em tipo “fissurado” e tipo  
 13 “escamoso”. As respostas congruentes para o tipo de tronco foram mapeadas sobre a  
 14 análise de agrupamento, enquanto as respostas ambíguas foram sinalizadas.

15 Tabela 1. Lista de variáveis morfológicas medidas para estudo morfométrico, relacionando o tipo de  
 16 variável e a unidade ou categoria observada. (\*) Variáveis utilizadas na comparação com os dados de  
 17 Vicentini (2007), para predição da distribuição geográfica.

Variáveis	Unidade ou categoria	Definição
<b>FLORES</b>		
Altura do estame	mm	da pétala ao ápice das anteras
Altura do estigma	mm	da pétala ao ápice dos estigmas
Comprimento do cálice	mm	da base ao ápice do cálice
Comprimento da antera	mm	comprimento longitudinal da antera
Comprimento da pétala	mm	da base ao ápice da pétala
Comprimento do estigma	mm	do ponto de abertura ao ápice do estigma
<b>INFLORESCÊNCIAS</b>		
Comprimento total (CT)*	mm	da base ao ápice da inflorescência
Comprimento do pedúnculo (CP)*	mm	da base ao ponto de ramificação
Comprimento do 1º ramo lateral (CR)*	mm	do eixo ao extremo do ramo
Descritor de forma I - CP/CT*	razão	quanto da infl. é pedúnculo
<b>FOLHAS</b>		
Comprimento total*	mm	da base do pecíolo ao ápice
Largura*	mm	medida da maior largura da lâmina foliar
Comprimento do pecíolo*	mm	da base do pecíolo ao início da lâmina
Descritor de forma I - LF/CF*	razão	largura da folha dividida pelo comprimento
Descritor de forma II - CP/CF*	razão	comp. do pecíolo dividido pelo comp. da folha

18

19 **Comportamento reprodutivo** - Foram feitas visitas mensais às três áreas entre janeiro de  
 20 2010 e fevereiro de 2011. O estudo fenológico consistiu basicamente em observações

1 qualitativa e quantitativa de onze fenofases: estéril, inflorescências iniciando o  
2 desenvolvimento, inflorescências com botões não completamente formados, botões  
3 completamente desenvolvidos porém imaturos, botões maduros, flor aberta, cálice sem  
4 corola, frutos iniciando o desenvolvimento, frutos desenvolvidos porém verdes, frutos  
5 maduros, e inflorescências secas.

6 Para descrever o padrão de maturação de flores foram utilizadas as inflorescências  
7 coletadas para morfometria, para as quais quantificamos o número total de botões  
8 jovens, de botões maduros, de flores abertas e de cálices sem corola, que representam as  
9 flores que abriram e caíram antes da coleta. Portanto, para essa análise foram  
10 desprezados indivíduos com inflorescências muito jovens (só com botões) ou muito  
11 velhas (só com cálices) e selecionados os que apresentavam necessariamente os três  
12 estágios de desenvolvimento, isto é, com flores, botões em quantidade suficiente para  
13 registrar diferenças no desenvolvimento, e cálices sem flor. Foram amostradas três  
14 inflorescências por indivíduo para 23 amostras e calculada a proporção de botões  
15 jovens, botões maduros, flores e cálices por inflorescência e a média por indivíduo.

16 As flores foram observadas quanto à funcionalidade ou esterilidade do gineceu e  
17 androceu, considerando estames estéreis quando estes não continham pólen, e pistilos  
18 estéreis quando o estigma não era expandido nem papiloso. Além disso, medimos a  
19 altura do estame (AE) e a altura do estigma (AS) com relação à base da flor, cuja razão  
20 permitiu separar morfologias florais indicativas de heterostilia (brevistila ou longistila),  
21 homostilia e intermediários (Faivre e McDade 2001). Esses valores (AE-AS) foram  
22 plotados em um gráfico de dispersão. Foram feitos cortes transversais nos ovários para  
23 verificar a presença de óvulos. Em campo, 79 indivíduos com flores estaminadas foram  
24 observados para verificar a produção de frutos.

25 **Variáveis de hábitat** - Foram usadas seis variáveis que descrevem o ambiente (Tabela 2)  
26 no entorno de 160 plantas. Foi estimado a altura de cada indivíduo e a altura do dossel  
27 sobre o indivíduo, em metros, sendo que a diferença entre a altura do indivíduo e o  
28 dossel foi usada como um índice de sombra. A quantidade de liteira acumulada (cm) em  
29 um ponto sem declive próximo ao indivíduo foi medida com o auxílio de uma vareta  
30 milimetrada posicionada perpendicularmente ao solo. Em seguida foi feito um corte  
31 quadrangular no tapete de raízes que tipicamente se forma sobre a areia na campinarana  
32 para medir sua espessura (cm). Foi também anotada a profundidade do solo até a laje de

1 pedra ou até 50 cm (comprimento da ferramenta utilizada), valor a partir do qual  
2 consideramos o solo como profundo.

3 Tabela 2. Lista de variáveis ambientais para caracterização do hábitat, relacionando o tipo de variável e a  
4 unidade ou categoria observada.

VARIÁVEIS	TIPO	UNIDADE
Altura do indivíduo	Contínua	m
Altura do Dossel	Contínua	m
Espessura do tapete de raízes	Contínua	cm
Profundidade até laje pedra	Contínua até 50 cm	cm
Espessura da liteira	Contínua	cm
Índice de Sombra	Proporção	altura do dossel - altura da planta

5

6 Para testar a diferença morfológica e ambiental entre os grupos reconhecidos *a*  
7 *posteriori* foi realizada uma análise multivariada de variância (MANOVA). Para os  
8 dados morfológicos, cada variável foi analisada para identificar quais apresentavam  
9 maior importância na discriminação dos grupos. Em seguida foi efetuada a análise  
10 canônica discriminante (CDA), para identificar a importância relativa de cada variável.

11 ***Predição da distribuição geográfica*** - As 116 amostras do complexo *P. coriacea*  
12 medidas por Vicentini (2007), de várias localidades ao longo da distribuição geográfica,  
13 foram classificadas de acordo os grupos reconhecidos na análises discriminantes. Essas  
14 análises incluíram 9 variáveis quantitativas de folhas e inflorescências compartilhadas entre  
15 os dados de Vicentini e os deste estudo (Tabela 1). Os dados foram log transformados e  
16 foi realizada uma análise discriminante segundo os grupos identificados, onde cada  
17 amostra de Vicentini (2007) teve sua classe predita com base no modelo gerado. Foi  
18 anotada também a probabilidade da amostra pertencer à classe predita.

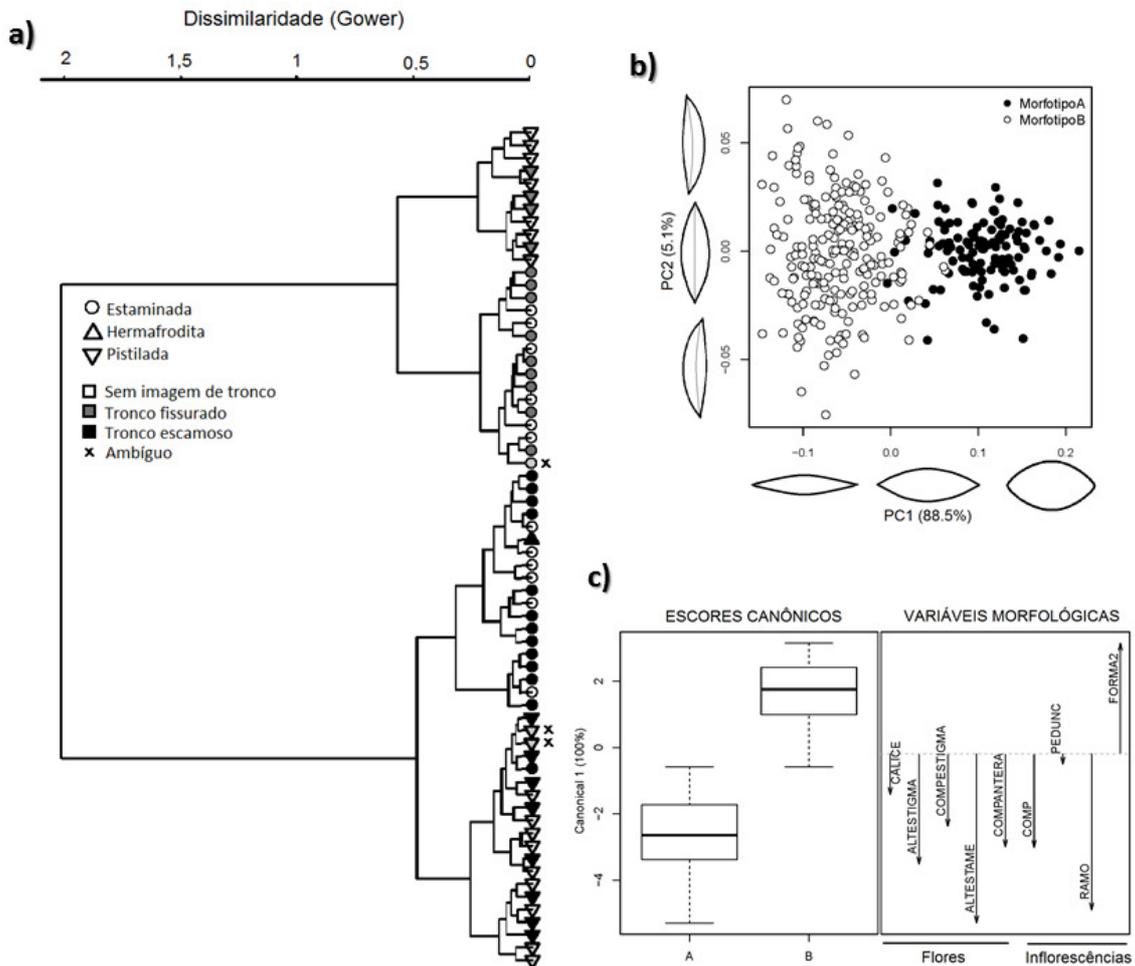
19 Todas as análises foram feita pelo programa R (R Development Core Team 2011).

## 20 RESULTADOS

### 21 *Morfologia*

22 A análise de agrupamento para variáveis de folhas, flores e inflorescências separou as  
23 populações em dois grupos morfológicos, cada um subdividido em dois subgrupos que  
24 corresponde ao sexo dos indivíduos (Figura 2a). As imagens de casca dos troncos  
25 foram classificadas em tipo “fissurado” e “escamoso” por três pessoas  
26 independentemente, havendo discordância apenas quanto a três indivíduos entre os 38  
27 analisados. A classificação do tipo de casca foi mapeada sobre a análise de agrupamento

1 e correlacionam com os grupos morfológicos definidos, denominados de grupo A e  
 2 grupo B, respectivamente.



3

4 Figura 2. (a) Análise de agrupamento por dissimilaridade de Gower, das variáveis morfológicas de folhas,  
 5 flores e inflorescências. Foram diferenciadas flores pistiladas, estaminadas e hermafroditas (N = 67). As  
 6 imagens de tronco foram categorizadas em “fissurado” ou “escamoso” e em seguida mapeadas sobre a  
 7 análise de agrupamento. As resposta ambíguas desta análise estão marcadas com x (N= 38). (b) Gráfico  
 8 de ordenação de uma análise de componentes principais (PCA) dos descritores elípticos normalizados de  
 9 Fourier - NEFDs que descrevem a variação de forma da lâmina foliar do complexo *Pagamea coriacea*.  
 10 Cada ponto representa uma folha (N folhas = 438, N indivíduos = 110 ). (c) *box-plot* (à esquerda) que  
 11 mostram a distribuição dos valores de escores da análise canônica por grupo, para variáveis morfológicas  
 12 de flores e inflorescências. Ao lado direito estão discriminadas as variável individualmente, reduzidas a  
 13 uma única dimensão. Forma 2 representa o comprimento do pedúnculo/comprimento total.

14

15 A análise de ordenação (PCA) da forma das folhas indicou que 93,6% da variação pode  
 16 ser explicada em dois eixos (Figura 2b). O primeiro eixo (PC1) detectou 88,5% da  
 17 variação e distingue folhas com forma lanceolada, posicionadas ao lado esquerdo da  
 18 ordenação e folhas arredondadas posicionadas ao lado direito da ordenação. O segundo  
 19 eixo (PC2) detectou 5,1% da variação de forma, descrevendo principalmente a simetria  
 20 bilateral das folhas, que é maior no grupo B (Figura 2b).

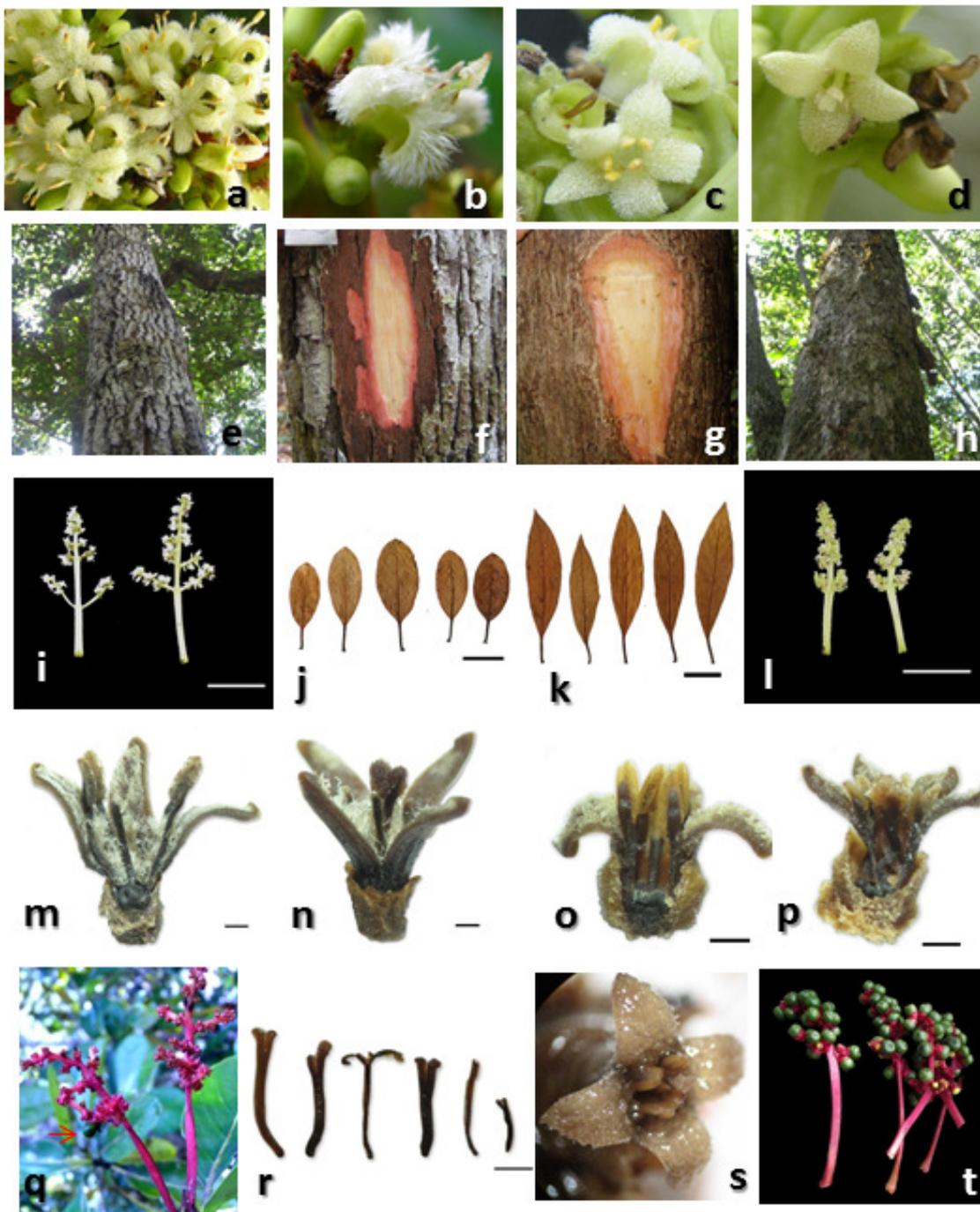
1 Análise multivariada de variância (MANOVA) mostrou que as diferenças morfológicas  
2 entre os grupos reconhecidos são significativas ( $p=3.059 \times 10^{-16}$ ) (Tabela 3). A análise  
3 canônica discriminante (CDA) para flores e inflorescências identificou a importância  
4 relativa de cada variável na discriminação dos dois grupos morfológicos (Figura 2c). As  
5 medidas de flores quanto a altura de estames e a altura do estigma foram as mais  
6 importantes na distinção dos grupos A e B, seguidas do comprimento da antera e  
7 comprimento do estigma. Esses valores simplesmente indicam que as flores do grupo A  
8 são em geral maiores que as flores do grupo B. Dentre as variáveis de inflorescência, o  
9 comprimento da primeira ramificação acima do pedúnculo foi a variável mais  
10 importante, caracterizando as inflorescências do tipo *laxa* associada ao grupo A,  
11 enquanto o grupo B apresenta inflorescências do tipo *congesta* cujo ramo é geralmente  
12 reduzido. Os dois grupos também pela razão comprimento do pedúnculo/comprimento  
13 total (forma2 na Figura 2c). O comprimento do cálice e do pedúnculo, tiveram pouca  
14 importância na separação dos grupos.

15 As análises morfométricas sustentam, portanto, o reconhecimento de dois grupos  
16 morfológicos em *Pagamea coriacea* na área de estudo. As plantas do grupo A  
17 apresentam tronco de casca fissurada, folhas arredondadas, inflorescências tipo *laxa* e  
18 flores maiores, enquanto as do grupo B apresentam tronco escamoso, folhas  
19 lanceoladas, inflorescências *congesta* e flores menores, havendo dimorfismo de flores  
20 estaminadas e pistiladas em ambos os grupos (Figura 3).

21

1

2



3

4 Figura 3. Fotos comparativas entre os grupos A e B. (a-d) Flores estaminadas e pistiladas do grupo A e do  
 5 grupo B, respectivamente. (e-h) Fotos do tronco e de corte do tronco do grupo A e do grupo B,  
 6 respectivamente. (i-l) Inflorescências e folhas do grupo A e do grupo B, respectivamente (escala = 5 cm).  
 7 Cortes longitudinais mostrando as posições relativas dos estames e pistilos de flores estaminadas e  
 8 pistiladas para o grupo A (m) e (n) e grupo B (o) e (p), (escala = 1mm). (q) Inflorescência velha de uma  
 9 planta estaminada do grupo A, com um fruto destacado pela seta vermelha. (r-s) Flor hermafrodita do  
 10 grupo B, com variação no tamanho do pistilo. (t) Infrutescência de planta pistilada do grupo B.

11

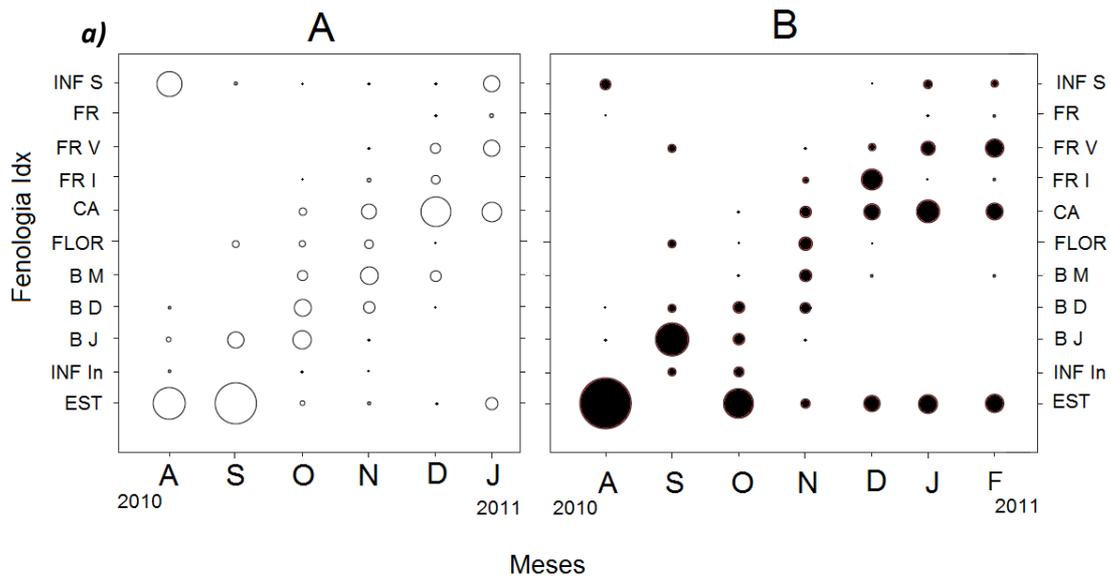
## 1 *Comportamento reprodutivo*

2 Os dois grupos apresentam predominantemente flores dimórficas, que se diferenciam  
3 pela altura relativa do estigma em relação à altura dos estames (Figura 3 a-d; m-p;  
4 Figura 4 c). Definimos como “estaminada” as plantas que apresentaram flores com  
5 estames férteis, os quais são longos e se posicionam acima da altura de um estigma  
6 reduzido, e lobos fechados e não papilosos (Figura 2 a,c,m,o), e como “pistilada” as  
7 plantas cujas flores apresentam estigma longo e papiloso, posicionados acima dos  
8 estames estéreis e reduzidos (Figura 2 b,d,n,p). Embora a maioria dos indivíduos  
9 medidos tenham flores que se enquadram numa dessas duas categorias, no grupo B há  
10 dois indivíduos que apresentam flores “homostílica”, onde a diferença na altura estame-  
11 estigma foi aproximadamente zero (Figura 4c). Um desses indivíduos apresenta flores  
12 pistiladas com estames estéreis, mas o outro apresenta flores claramente hermafroditas,  
13 com estames férteis e estigma lobado e papiloso. Ainda, neste indivíduo há ampla  
14 variação no tamanho do pistilos das flores, desde muito reduzidos tal qual ocorre em  
15 flores estaminadas, até longos e posicionados na mesma altura dos estames, com  
16 estigmas papilosos bem desenvolvidos (Figura 3 r,s).

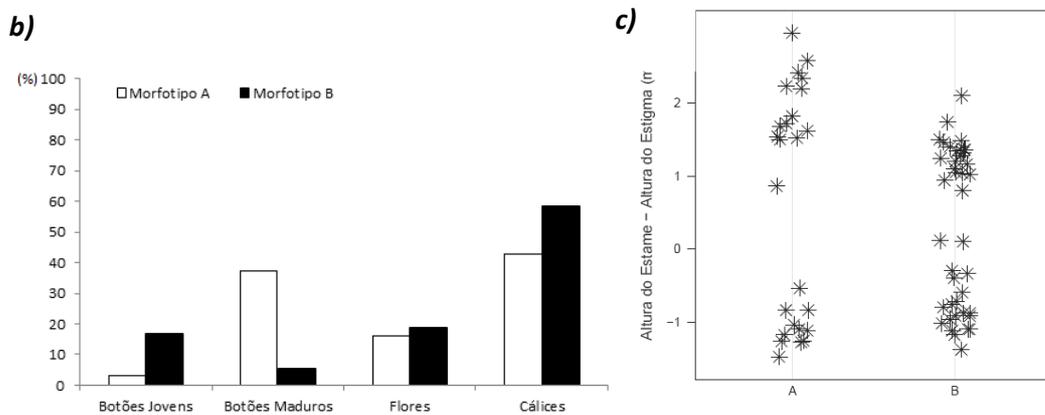
17 Em campo foi observado que as plantas pistiladas produziram grande quantidade de  
18 frutos (Figura 3 t) enquanto as estaminadas aparentemente produziram apenas pólen.  
19 Em princípio, essa observação indicou um sistema reprodutivo com flores dimórficas e  
20 funcionalmente dioico. No entanto, no decorrer do trabalho foi observado para 13  
21 plantas estaminadas do grupo B o desenvolvimento de fruto, que corresponde a 36% das  
22 plantas observadas. Para o grupo A, apenas dois indivíduos estaminados apresentaram  
23 frutos dentre os 38 observados, o que corresponde a 5%. Em todos esses casos, sempre  
24 houve poucos frutos por inflorescência e poucas inflorescências com frutos na planta  
25 (Figura 3 q).

26 O período reprodutivo para os grupos A e B foram bastante semelhantes quanto ao  
27 desenvolvimento da floração e da frutificação. Para ambos foi detectado o início da  
28 formação de inflorescências no mês de agosto, as primeiras flores no mês de setembro e  
29 as últimas no mês de dezembro. Quanto à formação de frutos, foi observada pela  
30 primeira vez em outubro para o grupo A e em novembro para o grupo B (Figura 4a).

31



1



2

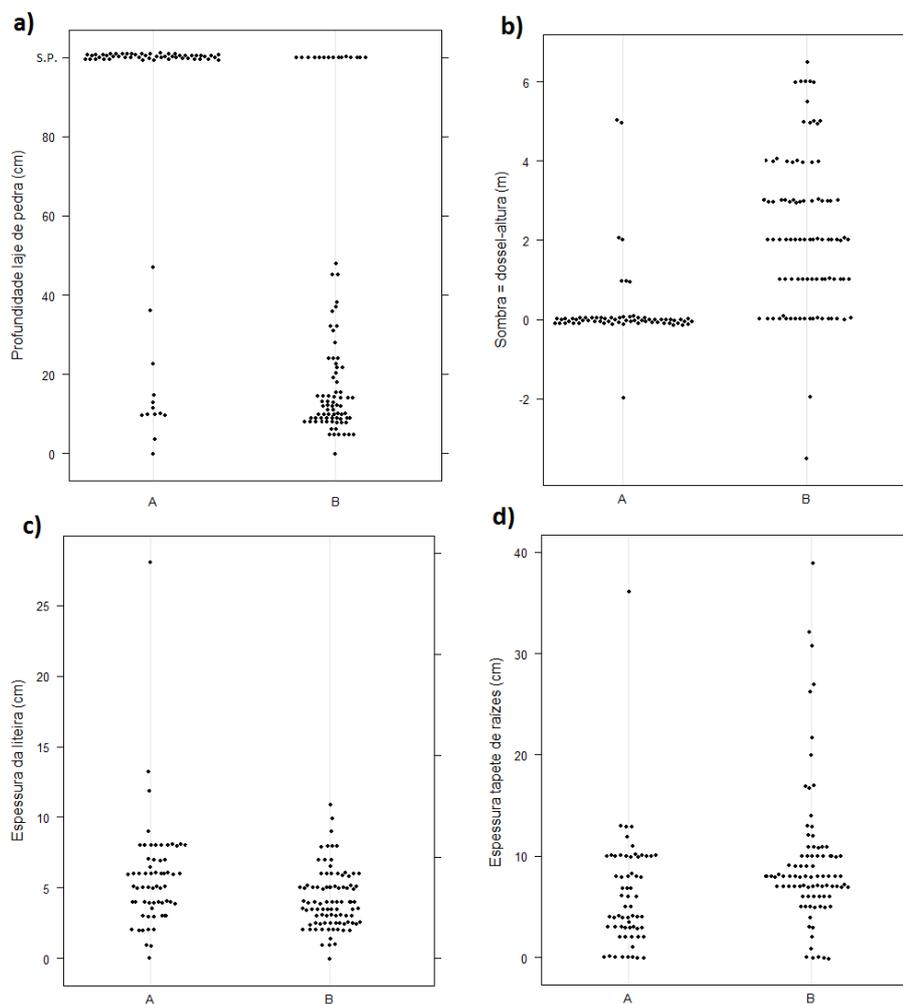
3 Figura 4. Gráficos de comportamento reprodutivo. (a) Observação de 11 fenofases para os dois grupos do  
 4 complexo *Pagamea coriacea* (eixo y: estéril, inflorescências iniciais, botões jovens, botões  
 5 completamente desenvolvidos porém imaturos, botões maduros, flor, cálice, frutos iniciais, frutos verdes,  
 6 frutos maduros e inflorescências secas. Eixo x: meses de observação). O tamanho do círculo indica o  
 7 número de observações (indivíduos) em cada fenofase. (b) Número em porcentagem de observações (%)  
 8 de botões jovens, botões maduros, flores e cálices sem flor em inflorescências secas do grupo A (n=12) e  
 9 B (n=11). (c) Gráfico de dispersão com a diferença entre a altura dos estames e altura do estigma para  
 10 cada grupo.

11 Em contrapartida, o comportamento de maturação de flores nas inflorescências  
 12 apresentou diferenças claras entre os dois grupos. Para o A, foi observado que quase  
 13 todos os botões na inflorescência se desenvolvem completamente e permanecem  
 14 fechados. Depois, ocorre a abertura de um conjunto de flores, enquanto os demais  
 15 botões continuam fechados. Posteriormente, segue um período onde não há flores  
 16 abertas e novamente se inicia um ciclo com abertura de um novo conjunto de flores e  
 17 assim por diante até o termino da floração. Por outro lado, o grupo B apresentou um  
 18 processo de maturação dos botões de modo lento e contínuo, produzindo poucas flores  
 19 diariamente. Nas inflorescências ocorrem simultaneamente todos os estágios de

- 1 desenvolvimento: botões muito jovens e pouco desenvolvidos, botões maduros, flores
- 2 abertas e cálices.

### 3 *Hábitat*

- 4 As variáveis que descrevem o ambiente ocupado por cada indivíduo, mostraram que
- 5 existem diferenças ecológicas entre os ambientes ocupados pelos grupos A e B cada
- 6 grupo com relação à espessura de tapetes de raízes, espessura da camada de liteira,
- 7 profundidade até a laje de pedra e índice de sombra (Figura 5).



8

9 Figura 5. Gráfico de dispersão mostrando as diferenças entre os grupos A e B com relação a quatro  
 10 variáveis contínuas que descrevem o ambiente (N=160, A=66 e B=94). (a) Profundidade da laje de  
 11 pedra em metros, sendo que o último ponto do eixo y representa “solo profundo” (S.P.). (b) Índice de  
 12 sombra, referente à diferença entre a altura da planta e a altura do dossel em metros. (c) Espessura da  
 13 liteira em centímetros. (d) Espessura do tapete de raízes em centímetros.

14 A análise multivariada de variância (MANOVA) mostrou que as diferenças entre os  
 15 grupos A e B em relação a todas as variáveis ambientais são significativa ( $p=2.2 \times 10^{-16}$ ,  
 16 Tabela 3).

1 Duas variáveis merecem destaque: a profundidade até a laje de pedra e o índice de  
 2 sombra. Os indivíduos do grupo A ocorrem predominantemente em ambiente onde não  
 3 foi detectada pedra sub-superficial no subsolo, sendo que 52 plantas de 66 observações  
 4 estavam em solo profundo. Por outro lado, para o grupo B foi detectada laje de pedra  
 5 sob 78 entre as 92 plantas amostradas. Com relação ao índice de sombra, os dados  
 6 mostram que as plantas adultas (que florescem) do grupo A ocupam majoritariamente o  
 7 dossel, com exceção de uma árvore emergente e alguns poucos indivíduos abaixo do  
 8 dossel. Já as plantas adultas do grupo B se distribuem homoganeamente desde o dossel  
 9 até 4 metros abaixo do dossel, estando a maioria em situações mais sombreadas, com  
 10 exceção de duas emergentes.

11 Tabela 3. Valores da análise multivariada da variância (MANOVA). (CP) comprimento do pedúnculo da  
 12 inflorescência, (CT) comprimento total da inflorescência.

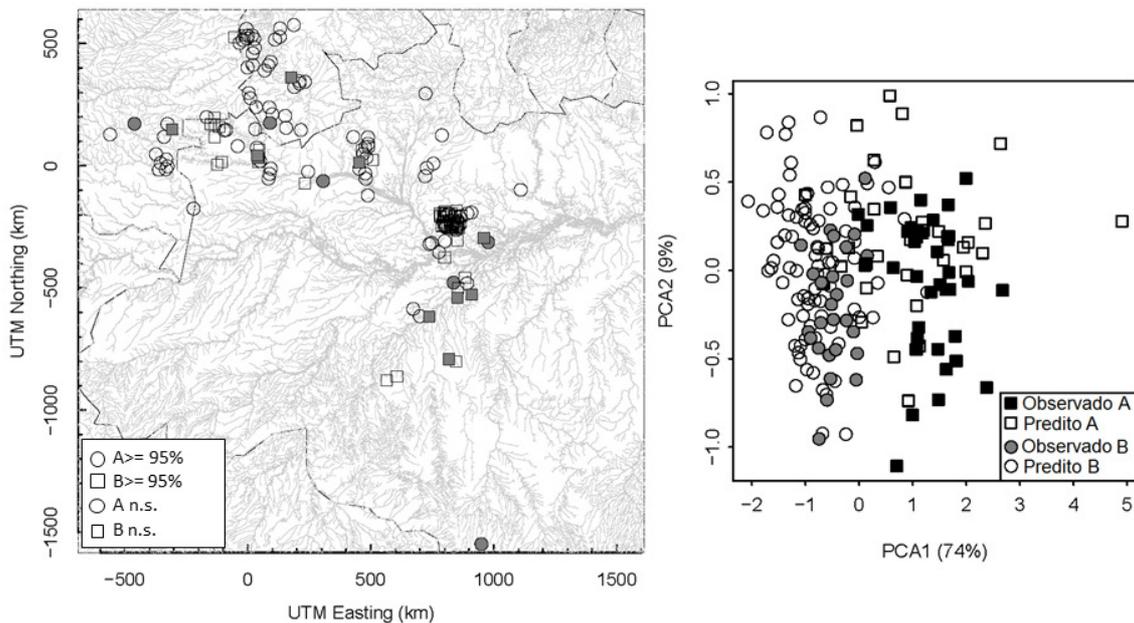
Variáveis	Médias	F	P
VARIÁVEIS MORFOLÓGICAS		51	3.059e-16 ***
Cálice	0.24055	2.382	0.1281
Altura do estigma	282.393	23.391	9.847e-06 ***
Comprimento estigma	0.66815	82.426	0.005674 **
Altura do estame	39.670	118.83	9.195e-16 ***
Comprimento da antera	0.77696	14.934	0.0002796 ***
Comprimento Inflorescência	9428.1	15.181	0.0002519 ***
Pedúnculo Inflorescência	32.87	0.1486	0.7013
Ramo inflorescência	10473.0	77.923	2.218e-12 ***
Forma 2 (CP/CT)	0.115415	23.684	8.834e-06 ***
VARIÁVEIS AMBIENTAIS		45.059	2.2e-16 ***
Tapete de raízes	367.71	99.599	0.001916 **
Profundidade do solo	108507	92.148	2.2e-16 ***
Liteira	82.685	10.242	0.001659 **
Índice de sombra	162.0	57.854	2.377e-12 ***

13 \*\* valores de  $p$  significativo, \*\*\* valores de  $p$  muito significativos.

#### 14 *Predições da distribuição geográfica*

15 A classificação das 116 amostras de Vicentini (2007) segundo os grupos A e B  
 16 identificados pelas análises morfológicas para os dados de Presidente Figueiredo sugere  
 17 que ambos os grupos ocorrem ao longo de toda a distribuição do complexo e são  
 18 simpátricos também em outras localidades (Figura 6a). Uma ordenação PCA de todos  
 19 os dados (Vicentini + este estudo) sugere, no entanto, que esses grupos não são tão  
 20 discretos quanto observado em Presidente Figueiredo (Figura 6b). Uma ANOVA feita  
 21 para os dados de Vicentini (2007), com 85 amostras do grupo A e 10 amostras do grupo  
 22 B, indicou diferenças quanto ao índice de sombra e reforça o padrão encontrado em

- 1 Presidente Figueiredo, com o grupo A em áreas mais abertas (plantas no dossel) e o
- 2 grupo B em áreas mais sombreadas ( $F_{1,93} = 4.6339, p = 0.03393$ ).



3

- 4 Figura 6. (a) Predição da distribuição geográfica dos grupos morfológicos reconhecidos  
 5 localmente para coletas do complexo *Pagamea coriacea* de diferentes campinaranas  
 6 amazônicas. As previsões acima de 95% de segurança estão ilustradas como quadrados (grupo  
 7 B) e círculos (grupo A) vazados, as previsões com menos de 95% de segurança aparecem como  
 8 quadrados e círculos sólidos. (b) Análise de componentes principais (PCA) para os grupos A e  
 9 B observados neste trabalho (quadrados e círculos sólidos) e preditos a partir de amostras  
 10 (quadrados e círculos vazados).

## 11 DISCUSSÃO

12 Os indivíduos de *Pagamea coriacea* estudados em Presidente Figueiredo formam dois  
 13 grupos morfológicos, que diferem também quanto ao padrão de abertura das flores e  
 14 quanto à preferência de hábitat. O fato dos dois grupos ocorrerem de forma simpátrica  
 15 numa única localidade podem ter as seguintes explicações imediatas: (1) representam  
 16 espécies distintas e reprodutivamente isoladas; (2) representam plasticidade fenotípica  
 17 de uma única espécie; (3) representam espécies incipientes, linhagens com histórias  
 18 diferentes entre as quais não há ainda isolamento reprodutivo.

19 Plasticidade fenotípica seria uma explicação plausível tendo em vista que a diferença  
 20 ambiental entre os grupos aparentemente se estende por toda a distribuição geográfica  
 21 do complexo, com o grupo A ocorrendo em áreas mais abertas e o grupo B em situações  
 22 mais sombreadas. No entanto, as diferenças ambientais também podem indicar que os

1 grupos são espécies com diferentes preferências de hábitat. As diferenças morfológicas  
2 encontradas em Presidente Figueiredo, no entanto, não se restringem aos caracteres  
3 considerados plásticos como forma e tamanho das folhas, mas diferem também quanto  
4 ao tipo de casca do tronco, ramificação das inflorescências, tamanho das flores e no  
5 comportamento de abertura de flores. Variações na morfologia relacionadas à  
6 plasticidade são esperadas principalmente para caracteres vegetativos, mas não para  
7 forma da inflorescência ou caracteres de flores (Bradshaw 1965). Adicionalmente, se a  
8 variação morfológica observada fosse plasticidade fenotípica, seria esperado que a  
9 relação entre variação morfológica e ambiente fosse específica e, neste caso, os grupos  
10 não poderiam coexistir no mesmo tipo de ambiente. Foram observados indivíduos dos  
11 grupos A e B ocorrendo lado a lado no mesmo ambiente. Portanto, é improvável que as  
12 diferenças morfológicas encontradas sejam resultado de plasticidade fenotípica.

13 Além da diferença quanto à preferência por luz, os dados sugerem que os dois grupos  
14 diferem quanto às características do solo, estando o grupo A em solos mais profundos e  
15 bem drenados e o grupo B em solos mais rasos e mal drenados. Áreas onde há laje de  
16 pedra sub-superficial, possivelmente determina uma condição de drenagem  
17 comprometida e maior saturação hídrica do solo, que por sua vez influencia a formação  
18 do horizonte orgânico nesse ambiente. Um estudo feito em campinarana que avaliou o  
19 efeito do solo, inundação e topografia, mostrou que apesar do solo ser  
20 predominantemente arenosos e oligotróficos, variações na textura e fertilidade  
21 explicaram as mudanças na estrutura e composição da vegetação (Damasco 2011). Em  
22 Pagamea, quando espécies coexistem na mesma localidade essas tendem a mostrar  
23 preferência por habitats distintos em relação à inundação e sombra (Vicentini, 2007).  
24 Aparentemente a especialização por hábitat teve um papel importante na diversificação  
25 do gênero, com uma tendência à conservação de nicho quanto à inundação, mas é  
26 frequente a especialização diferencial entre espécies irmãs com relação a estrutura e  
27 tolerância a luz (Vicentini 2007), em acordo com o observado neste estudo. As  
28 evidências morfológicas e ecológicas indicam que os grupos A e B representam  
29 linhagens com histórias diferentes, ainda que não possamos afirmar que elas estejam  
30 reprodutivamente isoladas.

31 O comportamento reprodutivo foi bastante semelhante quanto ao período de floração e  
32 frutificação, portanto, não há isolamento temporal entre as florações. Ambas florescem  
33 no período mais seco, que na área de estudo acontece entre os meses de agosto a  
34 novembro, o que é um padrão comum entre espécies tropicais de ambientes com

1 estresse hídrico (Borchert 1983; Bawa *et al.* 2003; Schwade 2011). A sobreposição na  
2 floração de espécies simpátricas de um complexo pode interferir no isolamento  
3 reprodutivo por possibilitar o cruzamento interespecífico, principalmente se as barreiras  
4 pré-zigóticas não forem eficientes (Coyne e Orr 2004; Paun *et al.* 2009). Portanto, a  
5 sobreposição no período de floração indica a possibilidade de cruzamento entre os dois  
6 grupos. Nessa situação, o isolamento reprodutivo pré-zigótico pode ocorrer se os  
7 polinizadores são diferentes (Kiester *et al.* 1984; Levin 2004). Em *Pagamea* de uma  
8 forma geral a morfologia das flores é muito conservada, variando principalmente no  
9 tamanho e em sistema reprodutivo e com uma morfologia que sugere polinização por  
10 insetos generalistas (Vicentini 2007). De fato, em *Pagamea coriacea* observamos  
11 diferentes ordens de insetos nas flores de ambos os grupos, principalmente himenóptera,  
12 mas também lepidóptera e díptera, o que sugere que não deve haver diferenças quanto  
13 aos polinizadores. Um estudo de biologia reprodutiva para *Pagamea duckei* Standl.,  
14 também indicou ausência de especificidade com polinizadores nas flores  
15 funcionalmente dióicas desta espécie (Araújo *et al.* submetido), as quais são muito  
16 semelhantes às flores de *Pagamea coriacea s.l.*. Consequentemente, é provável que uma  
17 espécie receba pólen da outra e vice-versa.

18 Contudo, os dois grupos diferem quanto ao padrão de maturação e disponibilização de  
19 flores, o que pode estar relacionado com polinizadores de comportamento distinto.  
20 Gentry (1974) distingue dois padrões extremos com relação à produção de flores para  
21 Bignoniacea, um "longo e contínuo", que corresponde ao observado para o grupo B e  
22 outro tipo "big bang" ou "em massa" (Janzen 1967 e Heinrich e Raven, 1972). Este pode  
23 ocorrer de uma única vez ou em diferentes picos de floração, chamado de "bangs  
24 múltiplos", sendo este o padrão mais semelhante ao grupo A. No padrão "longo e  
25 contínuo" há disponibilidade de poucas flores por dia, mas todos os dias ao longo de  
26 todo o período de floração. Essas espécies podem atrair polinizadores com padrão de  
27 forrageamento fixo que corresponde ao observado para muitas abelhas tropicais, que  
28 aprendem a localização das populações e as visitam diariamente (Janzen 1971). Por  
29 outro lado, a alta disponibilidade de flores em momentos descontínuos deve atrair um  
30 maior número de polinizadores de comportamento oportunista (Augspurger 1980; Jong  
31 *et al.* 1992). Gentry (1974) defende que a importância ecológica dessas diferenças  
32 fenológicas em comunidades tropicais possibilita o compartilhamento do recurso  
33 limitado de polinizadores entre espécies de plantas. Em todo caso, pode ser um fator  
34 relevante de barreira pré-zigótica entre as plantas dos grupos A e B.

1 A coexistência dessas linhagens na área estudada, e aparentemente ao longo da  
2 distribuição geográfica do complexo, sugere que os grupos A e B estão  
3 reprodutivamente isoladas (total, ou “substancialmente” como sugerem Coyne e Orr  
4 (2004), embora não exista isolamento temporal entre as florações. Dados adicionais de  
5 experimentos e/ou genéticos são necessários para testar isolamento reprodutivo, direta  
6 ou indiretamente. A idade do clado foi datada de 6 milhões de anos (Vicentini 2007),  
7 período no qual a região Amazônica passou por grandes transformações na paisagem,  
8 que correlacionam com eventos de diversificação em vários grupos (Horn *et al.* 2011).  
9 Assim, as linhagens de *Pagamea coriacea* e suas diferenças podem ter se formado em  
10 alopatria e a coexistência seria resultado de contato secundário. Alternativamente, uma  
11 segunda hipótese é de especiação por poliploidização (Soltis *et al.* 2007) ou  
12 hibridização, que pode inclusive gerar a mesma espécie de forma independente  
13 (Rieserber *et al.* 2003). Vicentini (2007) sugere que o principal modo de especiação em  
14 *Pagamea* é peripatria e que isto está associado à distribuição espacial fragmentada do  
15 habitat campinarana (Prance 1996). Poliploidização por cruzamento entre populações  
16 isoladas nesse sistema é uma hipótese plausível. Alternativamente, a divergência entre  
17 essas linhagens pode ser devido a especiação ecológica, onde as populações que  
18 inicialmente ocupavam condições ecológicas distintas passaram por seleção natural  
19 divergente (Levin 2004). Alguns trabalhos indicam a possibilidade de eventos dessa  
20 natureza, uma vez que mudanças de poucos genes de grande efeito podem aumentar o  
21 *fitness* das populações favorecendo a colonização de habitats divergentes e periféricos  
22 (Orr 1998; Levin 2004). Nesse caso, espera-se que a mudança de habitat seja  
23 acompanhada de mudança de polinizadores, o que permite o estabelecimento de  
24 isolamento reprodutivo (Levin 2004). Os padrões encontrados neste trabalho podem  
25 indicar um processo de especiação ecológica visto que os grupos apresentam associação  
26 a habitats periféricos distintos e a diferença entre polinizadores é possível. Um estudo  
27 filogeográfico do complexo em andamento (Vicentini *et al.* ) permitirá testar algumas  
28 dessas hipóteses.

29 Os grupos A e B apresentam uma variação no sistema reprodutivo bastante semelhante.  
30 Ambos possuem flores predominantemente dimórficas, cuja morfologia sugere  
31 heterostilia. Vicentini (2007), no entanto, classificou esse dimorfismo como indicativo  
32 de dioiccia, pela observação de ausência de pólen em flores pistiladas e estigma  
33 reduzido, não papiloso em flores estaminadas. Bentham, já em 1857, havia sugerido  
34 que o dimorfismo das flores de *Pagamea guianensis* indicava unisexualidade. No

1    entanto este estudo mostrou que o sistema reprodutivo das populações estudadas não  
2    pode ser classificado como dióico, uma vez que apenas as flores pistiladas são  
3    completamente unissexuadas. Também não pode ser classificado como heterostílico,  
4    pois seria esperado que as flores além de dimórficas, fossem hermafroditas.  
5    Adicionalmente foi encontrada uma planta com flores hermafrodita-homostílica, o que  
6    indica possíveis transições evolutivas entre esses sistemas (Barrett 2002).

7    A capacidade de produção de frutos por algumas plantas estaminadas, ainda que em  
8    menor quantidade, indica variação sexual no mesmo indivíduo, o que sugere uma  
9    reversão na esterilidade do gineceu em algumas flores. É possível também que todas as  
10   flores estaminadas apresentem capacidade de produzir frutos, o que não acontece devido  
11   à barreira física de pelos que fecha o tubo da corola, impedindo o contato do pólen com  
12   o estigma. Tal foi observado em uma caso de dioicia funcional para *Mussaenda*  
13   *pubescens* (Rubiaceae) na China (Li *et al.* 2010), onde a maioria delas não entra em  
14   contato com pólen. A presença de óvulos em flores estaminadas foi confirmada neste  
15   estudo e é uma constante nas flores funcionalmente dióicas de *Pagamea* como um todo  
16   (Vicentini, A. com. pessoal 2011, Araújo *et al.* submetido). Vicentini (2007) mapeou o  
17   sistema reprodutivo numa filogenia de *Pagamea*, o que indicou que o gênero é dividido  
18   num clado dióico e num clado homostílico (hermafrodita). O complexo *Pagamea*  
19   *coriacea* pertence ao clado dióico, do qual é o único onde foram observadas flores de  
20   morfologia homostilia e heterostilia (Vicentini 2007). Outra espécie pertencente ao  
21   clado dióico, *Pagamea duckei*, também apresenta flores dimórficas, mas funcionalmente  
22   dióica (Araújo *et al.* Submetido). Portanto, a flores hermafroditas em *Pagamea coriacea*  
23   sugerem uma condição evolutiva derivada de um ancestral dióico. Eventos de  
24   poliploidização podem estar associados à variação em sistema reprodutivo encontrada,  
25   conforme reportam Naiki e Nagamasu (2004) para Rubiaceae e Schwarzbach e  
26   Rieseberg (2002) para Asteraceae. No entanto, não há informação sobre dados  
27   citogenéticos para *Pagamea* e novos dados e experimentos de cruzamento são  
28   necessários para entender os padrões de variação e suas causas.

29   Este estudo mostrou diferenças consistentes para dados morfológicos, comportamentais  
30   e ambientais num contexto de simpatria, os quais conjuntamente representam fortes  
31   evidências para reconhecer os grupos morfológicos como variação interespecífica. Os  
32   resultados deste estudo ilustram como o baixo conhecimento da flora Amazônica não se  
33   deve apenas à ausência de coletas, mas também à falta de estudos detalhados em  
34   situações locais e em nível populacional. Estudos semelhantes utilizando dados

1 morfológicos em condições simpátricas também revelam diversidade críptica em  
 2 “espécies” Amazônicas (Gentry 1981; Costa 2004) e sugerem, conjuntamente, que  
 3 muitas das “espécies” amplamente distribuídas e polimórficas da Amazônia podem  
 4 representar complexos onde incluem-se mais de uma espécie.

## 5 AGRADECIMENTOS

6 Agradecemos ao CNPq pelo financiamento da bolsa, à família Schwade pelo apoio em  
 7 campo, ao Pare&Leve pelo suporte com alimentação. Ao Evilson Assunção da Silva  
 8 pela grande ajuda no trabalho de coleta, assim como a todos os demais acompanhantes  
 9 de campo. Ao PPG - Botânica pelo apoio e a todos os pesquisadores que contribuíram  
 10 durante o processo de avaliação. Este trabalho foi parte da dissertação de mestrado da  
 11 primeira autora no Programa de Pós-Graduação em Ecologia do Instituto Nacional de  
 12 Pesquisas da Amazônia – INPA, ao qual agradecemos pela formação.

## 13 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- 14 Anderson, A.B. 1981. White-sand vegetation of Brazilian Amazonia. *Biotropica*, 13(3): 199-210.
- 15 Araújo, M.H.T., Webber, A.C., Vicentini, A., D’Apolito, C. (em submissão). Functional dioecy in  
 16 *Pagamea duckei* Standl. (Rubiaceae).
- 17 Augspurger, C. K. 1980. Mass-flowering of a tropical shrub (*Hybanthus prunifolius*): influence on  
 18 pollinator attraction and movement. *Evolution* 34, 475-488.
- 19 Bachmann, K. 1998. Species as units of diversity: an outdated concept. *Theory Bioscience*. 117: 213-230.
- 20 Baker, H.G. 1959. Reproductive methods as factors in speciation in flowering plants. Cold Spring Harbor  
 21 Symposia on Quantitative Biology, 24: 177-191.
- 22 Barrett, S.C.H. 2002. The evolution of plant sexual diversity. *Nature Reviews Genetics*, 3: 274-284.
- 23 Bawa, K.S.; Kang, H.; Grayum, M.H. 2003. Relationships among time, frequency, and duration of  
 24 flowering in tropical rain forest trees. *American Journal of Botany*, 90(6): 877-887.
- 25 Bickford D., Lohman D. J., Sodhi N S, Ng P K L, Meier R, Winker K., Ingram K. K., e Indraneil D.  
 26 2007. Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology & Evolution*  
 27 Volume 22, Issue 3, Pages 148-155
- 28 Borchert, R. 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica*, 15: 81-89.
- 29 Bradshaw, A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. In *Advances in*  
 30 *genetics* (E.M. Caspary & J.M. Thoday, eds.). Academic Press, New York. p.115-155.

- 1 Brower, A. V. Z. 1999. Delimitation of phylogenetic species with DNA sequences: A critique of Davis  
2 and Nixon's population aggregation analysis. *Systematic Biology*. 48:199–213.
- 3 Brower, AVZ. 2006. Problems with DNA barcodes for species delimitation: "ten species" of *Astraptus*  
4 *fulgurator* reassessed (Lepidoptera: Hesperiiidae). *Systematic. and Biodiversity*. 4: 127-132.
- 5 Coyne J. A. e Orr H. A. 2004. *Speciation*. Sinauer Associates, Sunderland, MA. 545 pp
- 6 Costa M.A.S. 2004. Estudo comparativo dos morfotipos de *Cordia nodosa* Lam. (Boraginaceae) na  
7 Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus-AM, baseado em análise morfológica, ecológica e molecular.  
8 Dissertação de Mestrado pelo PPG Botânica, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus,  
9 Amazonas.
- 10 Damasco, G. 2011. O Efeito do solo, inundação e topografia sobre as Campinaranas inundáveis na  
11 Amazônia. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. Manaus, Amazonas.
- 12 Dayrat B. 2005. Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society* 85: 407–415.
- 13 De Queiroz, K. 1998. The general lineage concept of species, species criteria, and the process of  
14 speciation. Pp. 57–75 in D.J. Howard and S.H. Berlocher, eds. *Endless forms: species and speciation*.  
15 Oxford Univ. Press, Oxford, U.K.
- 16 De Queiroz, K. 2007. Species Concepts and Species Delimitation. *Systematic Biology* 56(6):879–886.
- 17 Faivre E. A. e Mcdade L. A. 2001. Population-level variation in the expression heterostyly in three  
18 species of Rubiaceae: reciprocal placement of anthers and stigmas characterize heterostyly. *American*  
19 *Journal of Botany* 88(5): 841–853.
- 20 Freeman H, 1974. Computer processing of line drawing images, *Computer Survival* 6:5797.
- 21 Fundação IBGE. 1977. Geografia do Brasil. Rio de Janeiro, IBGE, SEGSE, Departamento de Geografia  
22 (vol. 1: Região Norte).
- 23 Furuta N, Ninomiya S, Takahashi S, Ohmori H and Ukai Y, 1995. Quantitative evaluation of soybean  
24 (*Glycine max* L., Merr.) leaflet shape by principal component scores based on elliptic Fourier descriptor.  
25 *Breeding Science* 45: 315320.
- 26 Gentry, A. H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6:54-68.
- 27 Gentry A.H.1981. Distributional Patterns and an Additional Species of the *Passiflora vitifolia* Complex:  
28 Amazonian Species Diversity Due to Edaphically Differentiated Communities. *Plant Systematic and*  
29 *Evolution*. 137, 95-105.
- 30 Hebert, P.D.N. S Ratnasingham and JR deWaard. 2003. Barcoding animal life: cytochrome c oxidase  
31 subunit 1 divergences among closely related species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological*  
32 *Sciences* 270: 596-599.
- 33 Heinrich B. 1975. Energetics of pollination. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6: 139-170.
- 34 Hickerson M. J., Meyer C., Moritz C. 2006. DNA barcoding will fail to discover new animal species over  
35 broad parameter space. *Systematic Biology*. 55:729-739.
- 36 Hopkins, M.J.G. 2007. Modelling the known and unknown plant biodiversity of the Amazon Basin.  
37 *Journal of Biogeography* 34: 1400-1411.

- 1 Hoorn, C., Wesselingh, F. P., ter Steege, H., Bermudez, M. A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I.,  
2 Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C. L., Figueiredo, J. P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F. R.,  
3 Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Särkinen, T., Antonelli, A. 2010. Amazonia Through Time:  
4 Andean Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity. *Science* 330, 927.
- 5 Iwata, H. and Y. Ukai. 2002. SHAPE: A computer program package for quantitative evaluation of  
6 biological shapes based on elliptic Fourier descriptors. *Journal of Heredity* 93: 384385
- 7 Jansen, D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central  
8 America. *Evolution* 21:620-637.
- 9 Jansen, D. H. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science* 171:203-205.
- 10 Jong, T. J. Klinkhamer, P. G. L. Van Staalduinen, M. J. 1992. The Consequences of Pollination Biology  
11 for Selection of Mass or Extended Blooming. *Functional Ecology*, Vol. 6, No. 5, pp. 606-615.
- 12 Kiester, A.R.; Lande, R.; Schemske, D.W. 1984. Models of coevolution and speciation in plants and their  
13 pollinators. *The American Naturalist*, 124(2): 220-243.
- 14 Knowles, L.L. Carstens, B.C. 2007. Estimating a geographically explicit model of population divergence  
15 for statistical phylogeography. *Evolution* 61, 477-493.
- 16 Leaché, A. D., Koo, M. S., Spencer, C. L., Papenfuss, T. J., Fisher, R. N., and J. A. McGuire. 2009.  
17 Quantifying ecological, morphological, and genetic variation to delimit species in the coast horned lizard  
18 species complex (*Phrynosoma*). *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 106:12418-  
19 12423.
- 20 Levin, D. A. 2004. Ecological Speciation: Crossing the Divide. *Systematic Botany*, 29(4):807-816.
- 21 Li, A.; Wu, X.; Zhang, D.; Barrett, S.C.H. 2010. Cryptic dioecy in *Mussaenda pubescens* (Rubiaceae): a  
22 species with stigma-height dimorphism. *Annals of Botany*, 106(4):521-531
- 23 Marshall, J. C., E. Arévalo, E. Benavides, J. Sites, and J.W. Sites, Jr. 2006. Delimiting species:  
24 Comparing methods for Mendelian characters using lizards of the *Sceloporus grammicus* (Squamata:  
25 *Phrynosomatidae*) complex. *Evolution* 60:1050–1065.
- 26 Mayden, R. L. 1997. A hierarchy of species concepts: The denouement in the saga of the species  
27 problem. Pages 381–424 in *Species. The units of biodiversity* (M. F. Claridge, H. A. Dawah, and M.  
28 R. Wilson, eds.). Chapman and Hall, London.
- 29 Mayr, E. 1942. *Systematics and the origin of species*. Columbia University Press, New York, USA.
- 30 Meier, R., R. K. Shiyang, G. Vaidya, and P. K. L. Ng. 2006. DNA barcoding and taxonomy in Diptera: A  
31 tale of high intraspecific variability and low identification success. *Systematic Biology* 55:715–728.
- 32 Morando, M., L. J. Avila, and J. W. Sites, Jr. 2003. Sampling strategies for delimiting species: Genes,  
33 individuals, and populations in the *Liolaemus elongatus-kriegi* complex (Squamata: *Liolaemidae*) in  
34 Andean-Patagonian South America. *Syst. Biol.* 52:159–185.
- 35 Naiki A. e Nagamasu H. 2004. Correlation between distyly and ploidy level in *Damnacanthus*  
36 (RUBIACEAE). *American Journal of Botany* 91(5): 664–671.

- 1 Nava, D.B.; Monteiro, E.A.; Correia, M.C.; Araújo, M.R.; Sampaio, R.R.L.; Campos, G.S. 1998.  
2 Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais/CPRM. Sócio-Economia do Município de Presidente  
3 Figueiredo, Amazonas. 63pp.
- 4 Orr, H. A. 1998. The population genetics of adaptation: the distribution of factors fixed during adaptive  
5 evolution. *Evolution* 52: 935-949. [See "News and Views" by N. Barton: *Nature* 395: 751-752.
- 6 Paun, O.; Forest, F.; Fay, M.F.; Chase, M.W. 2009. Hybrid speciation in angiosperms: parental  
7 divergence drives ploidy. *New Phytologist*, 182(2): 507-518
- 8 Pons, J., T. G. Barraclough, J. Gomez-Zurita, A. Cardoso, D. P. Duran, S. Hazell, S. Kamoun, W. D.  
9 Sumlin, and A. P. Vogler. 2006. Sequencebased species delimitation for the DNA taxonomy of  
10 undescribed insects. *Syst. Biol.* 55:595–609.
- 11 Prance, G.T. 1996. Islands in Amazonia. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 351: 823-833.
- 12 R Development Core Team. 2010. R: A language and environment for statistical computing. R  
13 Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL [http://www.R-](http://www.R-project.org/)  
14 [project.org/](http://www.R-project.org/).
- 15 Rasband W., Image J. National Institute of Health, USA. <http://imagej.nih.gov/ij>
- 16 Rieseberg LH, Raymond O, Rosenthal DM *et al.* 2003. Major ecological transitions in wild sunflowers  
17 facilitated by hybridization. *Science*, 301, 1189–1190.
- 18 Ross, K. G. GOTZEK, D. ASCUNCE, M. S. e SHOEMAKER, D. D. 2010. Species Delimitation: A Case  
19 Study in a Problematic Ant Taxon. *Systematic Biology* 59(2):162–184
- 20 Schaefer, C.E.G.R., Mendonça, B.A.F. & Fernandes Filho, E.I. 2008. Geoambientes e paisagens do  
21 Parque Nacional do Viruá – RR. Esboço de integração da geomorfologia, climatologia, solos, hidrologia e  
22 ecologia. Relatório Técnico. 56 p.
- 23 Schlichting C. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants *Annual Review of Ecology and*  
24 *Systematics*. 17:667-93.
- 25 Schlick-Steiner B.C., Steiner F.M., Seifert B., Stauffer C., Christian E., Crozier R.H. 2010. Integrative  
26 taxonomy: a multisource approach to exploring biodiversity. *Annual Review of Entomology* 55:421–438.
- 27 Schwade, M.R.M. 2011. Biologia reprodutiva de três espécies de *Retiniphyllum* Bonpl. (Rubiaceae) em  
28 vegetação de Campinarana na Amazônia. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da  
29 Amazônia, Manaus, Amazonas. 68 pp.
- 30 Schwarzbach A. E. e Rieseberg L. H. 2002. Likely multiple origins of a diploid hybrid sunflower species.  
31 *Molecular Ecology* 11, 1703–1715.
- 32 Veloso, H.P.; Rangel Filho, A.L.R.; Lima, J.C.A. 1991. Classificação da vegetação brasileira adaptada a  
33 um sistema universal. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro
- 34 Vicentini, A. 2007. *Pagamea* Aubl. (Rubiaceae), from species to processes, building the bridge. Tese de  
35 doutorado, University of Missouri Saint Louis. 330 pp
- 36 Sei, M. e Porter A. H. 2007. Delimiting species boundaries and the conservation genetics of the  
37 endangered maritime ringlet butterfly (*Coenonympha nipisiquit* McDunnough). *Molecular Ecology* 16,  
38 3313–3325.

- 1 Shaffer H.B. e Thomson, R.C. 2007. Delimiting Species in Recent Radiations. *Systematic Biology*.  
2 56(6):896–906.
- 3 Schaefer, C.E.G.R., Mendonça, B. A. F. e Fernandes-Filho, E. I. 2008. Geoambientes e paisagens do  
4 Parque Nacional do Viruá: Esboço de integração da geomorfologia, climatologia, solos, hidrologia e  
5 ecologia. Relatório Técnico.
- 6 Schoen, D.J. e Brown, A.H.D. 1991. Intraspecific variation in population gene diversity and effective  
7 population size correlates with the mating system in plants. *Proceedings of the National Academy of*  
8 *Sciences of the United States*. Vol. 88, pp. 4494-4497.
- 9 Sites , J. W. Jr ., and J. C. Marshall . 2003 . Delimiting species: A Renaissance issue in systematic  
10 biology. *Trends in Ecology & Evolution* 18 : 462 – 470.
- 11 Sites , J. W. Jr ., and J. C. Marshall . 2004 . Operational criteria for delimiting species. *Annual Review of*  
12 *Ecology Evolution and Systematics* 35 : 199 – 227 .
- 13 Soltis D. E., Soltis P. S., Schemske D. W., Hancock J. F., Thompson J. N., Husband B. C., Judd W. S.  
14 2007. Autopolyploidy in angiosperms: have we grossly underestimated the number of species? *TAXON*  
15 56 (1): 13–30.
- 16 Strasburg J.L. e Rieseberg L.H. 2008. Molecular demographic history of the annual sunflowers  
17 *Helianthus annuus* and *H. petiolaris* – large effective population sizes and rates of long-term gene flow.  
18 *Evolution* 62:1936-1950.
- 19 Templeton, A. R. 2001. Using phylogeographic analyses of gene trees to test species status and processes.  
20 *Molecular Ecology*. 10:779–791.
- 21 Valcárcel, V. e Vargas, P. 2010. Quantitative morphology and species delimitation under The General  
22 Lineage Concept: optimization for *Hedera* (Araliaceae). *American Journal of Botany* 97(9): 1555–1573.
- 23 Veloso, H.P.; Rangel Filho, A.L.R.; Lima, J.C.A. 1991. Classificação da vegetação brasileira adaptada a  
24 um sistema universal. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro
- 25 Vicentini, A. 2007. *Pagamea* Aubl. (Rubiaceae), from species to processes, building the bridge. Tese de  
26 doutorado, University of Missouri Saint Louis. 330 pp
- 27 Wiens , J. J. 2007 . Species delimitation: New approaches for discovering diversity. *Systematic Biology*  
28 56 : 875 – 878 .
- 29 Wiens, J. J. and C. H. Graham. 2005. Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and  
30 conservation biology. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematic*. 36:519–539.
- 31 Will, K. W., B. D. Mishler, and Q. D. Wheeler. 2005. The perils of DNA barcoding and the need for  
32 integrative taxonomy. *Systematic Biology*. 54:844–851.

## CONCLUSÕES

As comparações morfológicas, comportamentais e de hábitat indicam a existência de duas espécies distintas no complexo *Pagamea coriacea*, ocorrendo em simpatria nas campinaranas de Presidente Figueiredo.

Ambas se distinguem em agrupamentos morfológicos discretos, de acordo com análise de agrupamento feita a partir de variáveis morfométrica de folha, flores e inflorescências, com diferença estatística significativa entre os grupos morfológicos.

Foi detectada diferenças com relação ao hábitat ocupado por cada espécie, sendo que uma está associada a ambientes com laje de pedra no subsolo e ocorre em condição mais sombreada, enquanto a outra ocorre predominantemente em solo profundo, onde não há laje de pedra e ocupa ambiente de dossel.

O comportamento reprodutivo difere entre ambas com relação ao padrão de maturação de flores na inflorescência. Há sobreposição entre os períodos de floração e frutificação, mostrando que não há isolamento reprodutivo temporal.

Os estudo foi inconclusivo para esclarecer o sistema reprodutivo, ambas apresentam variação e não podem ser classificadas nem como heterostílicas, nem como dioicas, nem como homostílicas, sendo necessários outros estudos.



ATA DA DEFESA PÚBLICA DA  
DISSERTAÇÃO DE MESTRADO DO  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM  
ECOLOGIA DO INSTITUTO NACIONAL  
DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA.

Aos 07 dias do mês de outubro do ano de 2011, às 14:00 horas, no mini-auditório da Casa da Ciência – Bosque da Ciência/INPA, reuniu-se a Comissão Examinadora de Defesa Pública, composta pelos seguintes membros: o(a) Prof(a). Dr(a). **Michael John Gilbert Hopkins**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, o(a) Prof(a). Dr(a). **Gonçalo Ferraz**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia e o(a) Prof(a). Dr(a). **Camila Cherem Ribas**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, tendo como suplentes o(a) Prof(a). Dr(a). Mario Cohn-Haft, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia e o(a) Prof(a). Dr(a). José Luis Campana Camargo, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, sob a presidência do(a) primeiro(a), a fim de proceder a arguição pública da DISSERTAÇÃO DE MESTRADO de **SAMANTHA DE MIRANDA ESTEVES**, intitulada "Variação morfológica e comportamento reprodutivo em *Pagamea coriácea* s.l., uma Rubiaceae endêmica de Campinaranas", orientado(a) pelo(a) Prof(a). Dr(a). Alberto Vicentini, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia.

Após a exposição, o(a) discente foi argüido(a) oralmente pelos membros da Comissão Examinadora, tendo recebido o conceito final:

APROVADO(A)                       REPROVADO(A)  
 POR UNANIMIDADE                       POR MAIORIA

Nada mais havendo, foi lavrada a presente ata, que, após lida e aprovada, foi assinada pelos membros da Comissão Examinadora.

Prof(a).Dr(a). Michael John Gilbert Hopkins

Prof(a).Dr(a). Gonçalo Ferraz

Prof(a).Dr(a). Camila Cherem Ribas

  
\_\_\_\_\_  
Coordenação PPG-ECO/INPA



**Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA**  
**Programa de Pós-graduação em Ecologia**



**Avaliação de dissertação de mestrado**

**Título:** *Variação morfológica e comportamento reprodutivo em *Pagamea coriacea* S.L., uma Rubiaceae endêmica da campinaranas*

**Aluno:** SAMANTHA DE MIRANDA ESTEVES

**Orientador:** Alberto Vicentini

**Co-orientador:** ---

**Avaliador:** Samantha Koehler

Por favor, marque a alternativa que considerar mais apropriada para cada item abaixo, e marque seu parecer final no quadro abaixo

	Muito bom	Bom	Necessita revisão	Reprovado
Relevância do estudo	<input type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
Revisão bibliográfica	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
Desenho amostral/experimental	<input type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
Metodologia	<input type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
Resultados	<input type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
Discussão e conclusões	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
Formatação e estilo texto	<input type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
Potencial para publicação em periódico(s) indexado(s)	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>

**PARECER FINAL**

- Aprovada** (indica que o avaliador aprova o trabalho sem correções ou com correções mínimas)
- Aprovada com correções** (indica que o avaliador aprova o trabalho com correções extensas, mas que não precisa retornar ao avaliador para reavaliação)
- Necessita revisão** (indica que há necessidade de reformulação do trabalho e que o avaliador quer reavaliar a nova versão antes de emitir uma decisão final)
- Reprovada** (indica que o trabalho não é adequado, nem com modificações substanciais)

São Paulo, 9 de Setembro de 2011,

Local

Data

Assinatura

Comentários e sugestões podem ser enviados como uma continuação desta ficha, como arquivo separado ou como anotações no texto impresso ou digital da tese. Por favor, envie a ficha assinada, bem como a cópia anotada da tese e/ou arquivo de comentários por e-mail para [pgecologia@gmail.com](mailto:pgecologia@gmail.com) e [claudiakeller23@gmail.com](mailto:claudiakeller23@gmail.com) ou por correio ao endereço abaixo. O envio por e-mail é preferível ao envio por correio. Uma cópia digital de sua assinatura será válida.

Endereço para envio de correspondência:

Claudia Keller  
DCEC/CPEC/INPA  
CP 478  
69011-970 Manaus AM  
Brazil



**Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA**  
**Graduate Program in Ecology**



**Referee evaluation sheet for MSc thesis**

Title: **Morphological variation and reproductive behavior in *Pagamea coriacea sensu lato*, a Rubiaceae endemic of white-sand forests (Campinaranas)**

Candidate: **SAMANTHA DE MIRANDA ESTEVES**

Supervisor: **Alberto Vicentini** Co-supervisor: **---**

**Examiner: Paul Fine**

Please check one alternative for each of the following evaluation items, and check one alternative in the box below as your final evaluation decision.

	<b>Excellent</b>	<b>Good</b>	<b>Satisfactory</b>	<b>Needs improvement</b>	<b>Not acceptable</b>
Relevance of the study	<input checked="" type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
Literature review	<input checked="" type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
Sampling design	<input checked="" type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
Methods/procedures	<input checked="" type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
Results	<input checked="" type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
Discussion/conclusions	<input checked="" type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
Writing style and composition	<input checked="" type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
Potential for publication in peer reviewed journal(s)	<input checked="" type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>

**FINAL EVALUATION**

- Approved without or minimal changes
- Approved with changes (no need for re-evaluation by this reviewer)
- Potentially acceptable, conditional upon review of a corrected version (The candidate must submit a new version of the thesis, taking into account the corrections asked for by the reviewer. This new version will be sent to the reviewer for a new evaluation only as acceptable or not acceptable)
- Not acceptable (This product is incompatible with the minimum requirements for this academic level)

Berkeley, California, USA      August 30, 2011

Place

Date

Signature

Additional comments and suggestions can be sent as an appendix to this sheet, as a separate file, and/or as comments added to the text of the thesis. Please, send the signed evaluation sheet, as well as the annotated thesis and/or separate comments by e-mail to [pgecologia@gmail.com](mailto:pgecologia@gmail.com) and [claudiakeller23@gmail.com](mailto:claudiakeller23@gmail.com) or by mail to the address below. E-mail is preferred. A scanned copy of your signature is acceptable.

**Mailing address:**

Claudia Keller  
 DCEC/CPEC/INPA  
 CP 478  
 69011-970 Manaus AM  
 Brazil



**Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA**  
**Programa de Pós-graduação em Ecologia**



**Avaliação de dissertação de mestrado**

Título: **Variação morfológica e comportamento reprodutivo em *Pagamea coriacea* S.L., uma Rubiaceae endêmica da campinaranas**

Aluno: **SAMANTHA DE MIRANDA ESTEVES**

Orientador: **Alberto Vicentini** Co-orientador: **---**

**Avaliador: Erich A. Fischer**

Por favor, marque a alternativa que considerar mais apropriada para cada item abaixo, e marque seu parecer final no quadro abaixo

	<b>Muito bom</b>	<b>Bom</b>	<b>Necessita revisão</b>	<b>Reprovado</b>
Relevância do estudo	( X )	( )	( )	( )
Revisão bibliográfica	( )	( X )	( )	( )
Desenho amostral/experimental	( )	( X )	( )	( )
Metodologia	( )	( X )	( )	( )
Resultados	( )	( X )	( )	( )
Discussão e conclusões	( )	( X )	( )	( )
Formatação e estilo texto	( )	( )	( X )	( )
Potencial para publicação em periódico(s) indexado(s)	( )	( X )	( )	( )

**PARECER FINAL**

- ( ) **Aprovada** (indica que o avaliador aprova o trabalho sem correções ou com correções mínimas)
- (X) **Aprovada com correções** (indica que o avaliador aprova o trabalho com correções extensas, mas que não precisa retomar ao avaliador para reavaliação)
- ( ) **Necessita revisão** (indica que há necessidade de reformulação do trabalho e que o avaliador quer reavaliar a nova versão antes de emitir uma decisão final)
- ( ) **Reprovada** (indica que o trabalho não é adequado, nem com modificações substanciais)

Campo Grande, 12 de agosto de 2011,

*Erich A. Fischer*

Comentários e sugestões podem ser enviados como uma continuação desta ficha, como arquivo separado ou como anotações no texto impresso ou digital da tese. Por favor, envie a ficha assinada, bem como a cópia anotada da tese e/ou arquivo de comentários por e-mail para [pgecologia@gmail.com](mailto:pgecologia@gmail.com) e [claudiakeller23@gmail.com](mailto:claudiakeller23@gmail.com) ou por correio ao endereço abaixo. O envio por e-mail é preferível ao envio por correio. Uma cópia digital de sua assinatura será válida.

Endereço para envio de correspondência:

Claudia Keller  
 DCEC/CPEC/INPA  
 CP 478  
 69011-970 Manaus AM  
 Brazil



Ministério da  
Ciência e Tecnologia



## AULA DE QUALIFICAÇÃO

### PARECER

Aluno(a): SAMANTHA DE MIRANDA ESTEVES  
Curso: ECOLOGIA  
Nível: MESTRADO  
Orientador(a): ALBERTO VICENTINI

#### Título:

"Variação morfológica e comportamento reprodutivo em *Pagamea coriacea*, uma rubiaceae endêmica de campina e campinarana".

#### BANCA JULGADORA:

##### TITULARES:

Antônio Webber (UFAM)  
Camila Ribas (INPA)  
Silvana Vieira (Jardim Botânico Plantarum)

##### SUPLENTE:

Nadja Lepchs Cunha (INPA)  
José Júlio de Toledo (INPA)

EXAMINADORES	PARECER	ASSINATURA
Antônio Webber (UFAM)	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado ( ) Reprovado	<i>Antônio Webber</i>
Camila Ribas (INPA)	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado ( ) Reprovado	<i>Camila Ribas</i>
Silvana Vieira (JBP)	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovado ( ) Reprovado	<i>Silvana Vieira</i>
Nadja Lepchs Cunha (INPA)	<input type="checkbox"/> Aprovado ( ) Reprovado	_____
José Júlio de Toledo (INPA)	<input type="checkbox"/> Aprovado ( ) Reprovado	_____

Manaus(AM), 30 de março de 2010

OBS: A BANCA RECOMENDA QUE A CANDIDATA SE APROFUNDE NOS  
CONHECIMENTOS TEÓRICOS DOS TEMAS ABORDADOS NO TRABALHO  
E REPENSE O UNIVERSO AMOSTRAL

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA TROPICAL E RECURSOS NATURAIS – PIPG BTRN  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA PPG-ECO/INPA

Av. Efigênio Sales, 2239 – Bairro: Adrianópolis – Caixa Postal: 478 – CEP: 69.011-970, Manaus/AM.  
Fone: (+55) 92 3643-1909  
site: <http://pg.inpa.gov.br>

Fax: (+55) 92 3643-1909  
e-mail: [pgeco@inpa.gov.br](mailto:pgeco@inpa.gov.br)